

**Zur frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung
der Primulales sensu lato mit
besonderer Berücksichtigung
der Stamen-Petalum-Entwicklung**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

der

LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT

München

vorgelegt

von

ROLF SATTLER

aus

Heiningen Kr. Göppingen

Juni 1961

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. MERXMÜLLER
2. Berichterstatter: Prof. Dr. L. BRAUNER

Tag der mündlichen Prüfung: 21./24./25. Juli 1961

Bot. Jb.	81	4	358—396	Stuttgart, 23. Juli 1962
----------	----	---	---------	--------------------------

Aus dem Institut für Systematische Botanik der Universität München

Zur frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung der Primulales sensu lato mit besonderer Berücksichti- gung der Stamen-Petalum-Entwicklung*)

Von

Rolf Sattler, München

Mit 77 Abbildungen und 2 Schemata im Text und auf 4 Beilagen

*) Als Dissertation der Universität München angenommen.



Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung: Die Voraussetzungen	359
Material und Methode	361
Beschreibender Teil	361
Theophrastaceae D. DON	361
1. <i>Clavija</i> aff. <i>elliptica</i> MEZ	361
2. <i>Clavija macrophylla</i> (LINK) RADLK.	365
3. <i>Deherainia smaragdina</i> (PLANCH) DECNE.	366
Myrsinaceae R. BROWN	370
4. <i>Ardisia malouiana</i> (LIND. et ROD.) MGF.	370
5. <i>Hymenandra wallichii</i> A. DC.	370
6. <i>Myrsine africana</i> L.	371
Aegicerataceae BLUME	373
7. <i>Aegiceras corniculatum</i> (L.) BLANCO	373
Primulaceae VENTENAT	374
8. <i>Lysimachia barystachys</i> BUNGE	374
9. <i>Ardisiandra wettsteinii</i> J. WAGNER	374
10. <i>Glaux maritima</i> L.	376
11. <i>Samolus valerandi</i> L.	376
12. <i>Coris monspeliensis</i> L.	377
Vergleichender Teil	378
I. (Exo-)Morphologie	378
Die Infloreszenzen — Der Kelcheinsatz — Die Stellung und Deckung der Kelch- und Kronblätter — Der Stamen-Petalum-Komplex — Das Gyn- oceum — Der Typus der Primulales-Blütenentwicklung und sein Grenz- fall.	

	Seite
II. Anatomie	384
Der Blütenvegetationspunkt — Die Entwicklung des Blütenvegetationspunkts — Allgemeines über eine Beziehung von äußerer Form und Wachstumsmodus — Die Primordien, spez. die Petalumanlage.	
III. Die Frage der Interpretation	387
Das Gynoeceum — Der Stamen-Petalum-Komplex.	
Systematischer Teil	389
Einheitlichkeit (Monophylie) der Primulales s. lat. — Ausnahme: <i>Coris monspeliensis</i> L. — Phylogenetische Ableitung der Primulales s. lat.	
Zusammenfassung	391
Literaturverzeichnis	392

Einleitung

„Morphologie“ kann verschiedenes bedeuten. TROLL (1928, 1937, 1944, 1948, 1949, 1951 u. a. a. O.), THOMAS (1932), ZIMMERMANN (1930, 1931, 1959), BÜNNING (1949), WEBER (1955) und REMANE (1956) vertreten zum Teil sogar konträre Auffassungen über Aufgabe, Sinn und Ziel morphologischer Erkenntnis. Deshalb halte ich es für notwendig, die Voraussetzungen dieser Arbeit wenigstens kurz zu erwähnen.

1. Zur Wahl des Themas

Seit nahezu 150 Jahren bemüht man sich um eine Deutung der freien Zentralplazenta. SAINT HILAIRE (1816) hielt sie für ein reines Achsengebilde. BISCHOFF (1834) bezeichnete sie als phyllomatisch. Diese Auffassung hat sich bei den meisten Morphologen durchgesetzt. Zwischendurch überwog aber gelegentlich die entgegengesetzte Ansicht. An Hand von histogenetischen Untersuchungen wurde erst vor kurzem wieder behauptet, die Primulaceen-Plazenta sei ein Achsengebilde (PANKOW 1959). — Da bisher nur wenige Gattungen der Primulaceen auf dieses Problem hin untersucht worden waren, sollte die Diskussionsbasis durch Untersuchung anderer Gattungen, insbesondere auch der holzigen Myrsinaceen s. lat. und Theophrastaceen, erweitert werden.

Die Interpretation der Stamen-Petalum-Entwicklung liegt wohl noch mehr im Dunkeln als die Deutung der freien Zentralplazenta. TAKHTAJAN (1959, S. 80) meint, „daß das Problem der Entstehung der Blumenkrone eines der schwierigsten und verworrensten in der ganzen Morphologie der Angiospermen ist“. — 1872 kam PFEFFER auf Grund histogenetischer Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Kronblätter bei den Primulaceen an der Außenseite der Staubblattprimordien gebildet werden. Aber schon vier Jahre danach verfocht FRANK die Ansicht, daß die Kronblätter als eigene Anlagen entstehen. MATTFELD (1938) übernahm PFEFFERS Ansicht, VAUGHAN (1955) und ROTH

(1959 a) kamen auf Grund eigener Untersuchungen zu ähnlichen Ergebnissen. Da in bezug auf diese Frage nur drei Arten (*Lysimachia quadrifolia*, *Anagallis arvensis* L. und *Primula japonica*) näher untersucht worden waren, bestand dieselbe Hoffnung wie beim Problem der Plazentation: durch Untersuchung weiterer Arten zu relevanten Ergebnissen zu kommen. Um die Entwicklung des Gynözeums und des Stamen-Petalum-Komplexes besser verstehen zu können, wurde die gesamte Blütenentwicklung studiert und auch die Bildung der Infloreszenzen zum Teil mit einbezogen. Dabei ergaben sich noch einige andere Probleme (siehe im beschreibenden und vergleichenden Teil).

Im systematischen Teil der Arbeit sollten die morphologischen Ergebnisse auf phylogenetische Fragen angewendet werden.

2. Zum Beschreibenden Teil

Die Begriffe werden hier rein deskriptiv gebraucht, weder vergleichend-morphologisch noch ursächlich-erklärend. So sind z. B. bei den Primordien der Primulaceen „Staubblattprimordium“ und „Stamen-Petalum-Höcker“ vor der Kronblattbildung identische Ausdrücke. Oder: die Begriffe „Hemmung“ und „Förderung“ sagen nichts über ein physiologisches Geschehen aus. Man könnte demnach annehmen, der beschreibende Teil enthalte — seinem Namen gemäß — nur Beobachtungstatsachen. Das ist jedoch aus zwei Gründen unmöglich:

- a) Die Schnittechnik erfordert eine gedankliche Rekonstruktion der Objekte, damit man über die Schnitte brauchbare Aussagen machen kann.
- b) Das Entwicklungskontinuum muß aus den Stadien gedanklich erschlossen werden.

3. Zum Vergleichenden Teil

Die Interpretation reduziert sich hier auf das Homologieproblem. Verglichen wurde auf Grund der Homologiekriterien, wie sie REMANE (1956) expliziert hat. In Kapitel I und II des vergleichenden Teils wurde hauptsächlich innerhalb der Primulales homologisiert, im III. Kapitel wurde der Versuch gemacht, Verbindungen zu den übrigen Angiospermen herzustellen, selbstverständlich auf Grund derselben Kriterien wie in Kapitel I und II. Ein prinzipieller Unterschied in der Methode zwischen Kapitel I, II und III besteht also nicht. Alle 3 Kapitel sind Interpretation im obigen Sinn. Verglichen wurden in diesem Teil selbstverständlich nicht nur die hier untersuchten Arten, sondern sämtliche Arten der Primulales, soweit sie in bezug auf die Fragestellung dieser Arbeit beschrieben worden sind.

Herr Prof. Dr. H. MERXMÜLLER überließ mir das Thema und förderte die Arbeit durch seine verständnisvolle Unterstützung und vielfachen Anregungen. Ich möchte Herrn Prof. H. MERXMÜLLER auch an dieser Stelle herzlich dafür danken. Ebenfalls dankbar bin ich Herrn Dr. H.-CHR. FRIEDRICH für Rat-

schläge und Hilfe. Herr Dr. D. PODLECH sammelte und fixierte für mich *Coris monspeliensis*, wofür ich ihm danke. Als die Arbeit im Entwurf fertig war, las Herr Prof. Dr. TH. ECKARDT freundlicherweise das Manuskript und gab mir wertvolle Ratschläge zur Verbesserung. Ich möchte auch hier Herrn Prof. Dr. TH. ECKARDT sehr dafür danken.

Material und Methode

Außer *Coris monspeliensis*, die bei Alassio (Ligurien) gesammelt wurde, stammt das Material aus dem Botanischen Garten und den Gewächshäusern in München. Bei *Clavija* aff. *elliptica*, *Ardisia malouiana* und *Aegiceras corniculatum* wurden Blütenknospen von nur einem Individuum verwendet. Von *Clavija* aff. *elliptica* und *Clavija macrophylla* standen leider nur männliche Blütenknospen zur Verfügung. Fixiert wurde das Material in den Fixiergemischen nach CARNOY, BOUIN und RANDOLPH (modifiziertes NAVASHIN-Rezept). Eingebettet wurde in Paraffin. Die Schnittdicke betrug 6—7 μ . Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, Tannin-Eisenchlorid und Safranin O-Fast-Green FCF. Mit dem großen Zeichenapparat der Firma Zeiss wurden die Zeichnungen der Schnitte angefertigt. Der Grad der Färbung ist durch entsprechende Punktierung wiedergegeben. Die Leitbündel sind gestrichelt. Die zellulären Zeichnungen sind alle im gleichen Maßstab abgebildet (s. bei Abb. 11).

Beschreibender Teil

Theophrastaceae

1. *Clavija* aff. *elliptica* Mez¹⁾

Sie hat kauliflore, traubige Infloreszenzen. Die spiralig gestellten Blütenanlagen werden mit wachsendem Abstand vom Infloreszenzspitze größer, im unteren Drittel bis zur Basis der Infloreszenzachse aber wieder kleiner, so daß die jüngsten Blütenanlagen an der Spitze und Basis der Infloreszenz liegen, die Traube entwicklungsgeschichtlich also eine longitudinale Symmetrie zeigt (Abb. 6). Von den ca. 20—30 Blütenanlagen kommen meist nur 5—10 von den am weitest entwickelten zur Entfaltung; die übrigen bleiben auf solch frühen Entwicklungsstadien stehen, wo sie noch kaum über die kleinen Tragblätter hinausragen. — Die Brakteen entstehen folgendermaßen: Einige benachbarte Zellen in der zweiten Zellage des Infloreszenzspitzels strecken sich radial, teilen sich dann periklinal und bilden dadurch eine Vorwölbung an

¹⁾ Herr Dr. G. HARLING war so freundlich, die Pflanze, von der die Blütenknospen stammten, zu bestimmen. Er fand, daß die Pflanze weitgehend mit *Clavija elliptica* Mez übereinstimmt, möglicherweise aber eine neue Art darstellt. Ich möchte Herrn Dr. G. HARLING auch an dieser Stelle für die Bestimmung meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

der Flanke des Infloreszenzspitzen: die erste sichtbare Anlage des Tragblattprimordiums. Die mittleren Spitzenzellen der zweiten Zellage fungieren dann als Initialien und bauen so gemeinsam mit den Zellen der 1. Zellage, die sich nur antiklinal teilen, das Primordium auf. Die von den Initialen abgegebenen Zellen strecken sich allmählich und beginnen Vakuolen zu bilden. Aus solchen bereits etwas vakuolisierten Zellen entsteht nun an der Basis des Tragblattprimordiums die Anlage des Blütenvegetationspunktes: In der zweiten Zellage fallen einige Zellen zuerst durch stärkere Anfärbung auf, daraufhin teilen sie sich periklinal und antiklinal (Abb. 23 bei *Deharainia smaragdina*²⁾). Die erste Zellage folgt der beginnenden Aufwölbung nur durch Antiklinalteilungen. Der Blütenvegetationspunkt, der auf diese Weise aufgebaut wird, zeigt schließlich folgende Differenzierung: Zwei Tunicaschichten und darunter ein Corpus, das aufgegliedert werden kann in apikal-zentral gelegene kleine Zellen, die sich in verschiedenen Richtungen teilen, und das aus ihnen hervorgehende Rippenmeristem (siehe z. B. Abb. 37 u. 39). Seitlich gehen Tunica und Corpus in das primordienbildende Flankenmeristem über. Da Vorblätter völlig fehlen, entsteht als erste Ausgliederung des Flankenmeristems Kelchblatt Nr. 1. Gemäß der klassischen Theorie des Blüteneinsatzes müßte es in diesem Fall seitlich

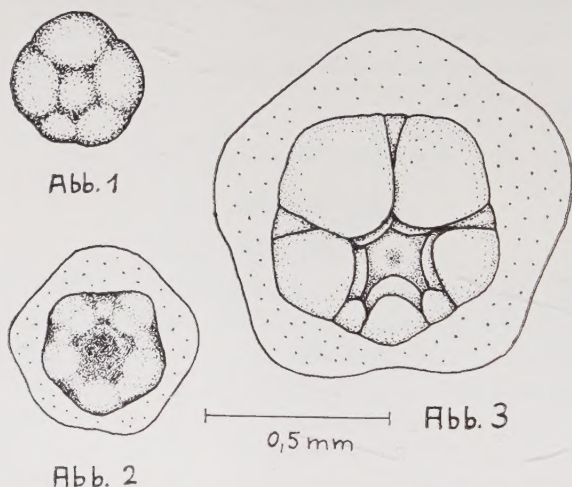


Abb. 1—3. *Clavija* aff. *elliptica*. Blütenknospen von oben gezeichnet.

Abb. 1. Blütenanlage mit den 5 Kelchblattprimordien.

Abb. 2. Bildung der Petalumanlagen. Der 5. Stamen-Petalum-Höcker ist noch ungeteilt. Auf der geförderten Seite sind bereits die ersten Anlagen der Staminodien sichtbar.

Abb. 3. Die Anlagen der Petala, Stamina, Staminodien und des Karpellringwalls.

Bei den Blütenknospen der Abb. 2 und 3 sind die Kelchblätter entfernt worden.

²⁾ Entwicklungsabläufe, die bei den untersuchten Arten gleich sind, werden bei einer Art stellvertretend für alle anderen wiedergegeben.

ansetzen. Tatsächlich wird es aber häufig mehr oder weniger über dem Tragblatt ausgegliedert. Seitliche Abweichungen bis in die Transversalebene kommen jedoch auch vor. Die beiden nächsten Kelchblätter entstehen rechts und links direkt neben dem ersten Kelchblatt. Welches von beiden zuerst entsteht ist schwer zu entscheiden. Nimmt man als Kriterium für die Entstehungsfolge die spätere Kelchdeckung, dann ergibt sich, daß das zweite Kelchblatt sowohl rechts als auch links vom ersten Kelchblatt entstehen kann. Kelchblatt Nr. 4 kommt meist neben das zweite Kelchblatt zu liegen, und das 5. Kelchblatt dann in die verbleibende Lücke zwischen Kelchblatt Nr. 3 und 4. Die Kelchblattbildung beginnt also auf der einen Seite des Blütenvegetationspunktes und schreitet relativ langsam zur entgegengesetzten Seite fort. Dadurch ergibt sich eine horizontale und vertikale Asymmetrie der jungen Knospe (Abb. 1, 2, 3, 7). Bei der Entfaltung der Blüte ist diese Asymmetrie völlig ausgeglichen. Noch bevor sich die Kelchblätter ganz decken, entstehen alternierend zu den Kelchblattprimordien die Anlagen des nächsten 5er-Kreises: Primordien, welche die gemeinsamen Anlagen für Stamina und Petala darstellen. Der erste Stamen-Petalum-Höcker wird zwischen Kelchblatt Nr. 1 und 2 angelegt. Die übrigen Staubblatt-Kronblatt-Anlagen erscheinen unmittelbar darauf in entsprechender Reihenfolge wie die Kelchblattprimordien. Da sich der Stamen-Petalum-Kreis schneller schließt als der Kelchblattkreis ist die Asymmetrie in diesem Kreis schwächer. In ihrer Form gleichen die Stamen-Petalum-Höcker kleinen Vegetationspunkten. Unmittelbar nachdem sie sichtbar werden, sind sie am Grunde durch einen Ringwall miteinander verbunden (Abb. 4). Kurz bevor das Gynoeceum angelegt wird, entsteht dorsal am Stamen-Petalum-Höcker etwa auf der Höhe, wo der Ringwall ansetzt, die Kronblattanlage (Abb. 2 und 8). Für die frühe Kronblattentwicklung sind zwei Tendenzen kennzeichnend: 1. Durch stärkeres Wachstum der Dorsalseite krümmt sich das Primordium nach innen. 2. Die Ränder der Kronblattprimordien treffen sich auf der Außenseite des Ringwalles und bilden dadurch das Anfangsstadium der Sympetalie. Während die Kronblattanlagen entstehen, ist der Ringwall jeweils in der Mitte zwischen zwei Höckern am niedrigsten. In diesem Sattel entsteht nun die Anlage des Staminodiums (Abb. 2 und 5). Aus dem 5höckerigen einheitlichen Ringwall bilden sich also Stamina, Petala und Staminodien, alle in derselben Reihenfolge wie die Kelchblätter. Auch die Entwicklung des Gynoeceums geht von der geförderten Seite des 1. Kelchblattes aus (Abb. 9, 10, 14). Der Carpellringwall ist von Anfang an ungegliedert. Die Abb. 9 und 10 zeigen, daß sich die freie Zentralplazenta erst eine beachtliche Zeit nach dem Carpellringwall bildet. Irgend eine Verbindung von Plazenta und Carpellringwall war nicht festzustellen. Die Plazenta entsteht räumlich und zeitlich unabhängig vom Carpellringwall als eine zentrale Verlängerung der Achse, einem Vegetationspunkt gleichend.

Zusammenfassend ergibt sich nun: Die frühe Blütenentwicklung von *Clavija* aff. *elliptica* zeigt vier morphologische Einheiten: 1. den Kelchkreis,

2. den Stamen-Petalum-Staminodium-Kreis, 3. den Carpellringwall, 4. die Zentralplazenta. Die Asymmetrie nimmt von außen nach innen ab, die Verwachsung der Primordien (Ringwallbildung) zu.

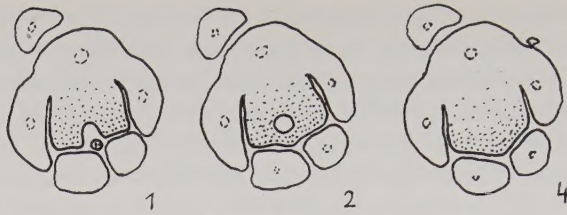


Abb. 4

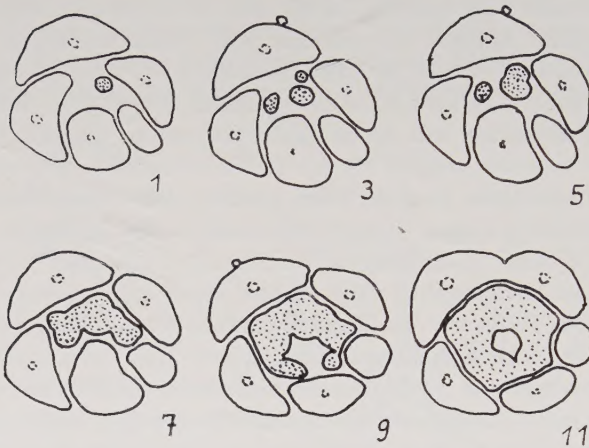


Abb. 5

0,5 mm

Abb. 4 u. 5. *Clavijs aff. elliptica*. 2 Blütenknospen quer (nicht schief) geschnitten.

Abb. 4. Tragblatt, Kelchblätter. 5. Stamen-Petalum-Höcker und Ringwall, der die Stamen-Petalum-Höcker verbindet.

Abb. 5. Entwicklung des Petalums und Staminodiums.

Die Numerierung gibt an, welche Schnitte der Querschnittserie gezeichnet wurden.

Histogenetisch betrachtet ergibt sich folgendes: Die Histogenese der Kelchblätter weicht kaum von der frühen Tragblatthistogenese ab. Perklinal- und Antiklinalteilung treten auch im Corpus auf. Trotzdem dürften die Sepalen vorwiegend von der Tunica aufgebaut werden (Abb. 32 und 39 zeigen diese Verhältnisse bei *Ardisia malouiana* und *Hymenandra wallichii*). Bei den Stamen-Petalum-Primordien ist nicht selten die erste Vorwölbung fast ausschließlich durch Teilungen im Corpus bedingt. Bei der Weiterentwicklung

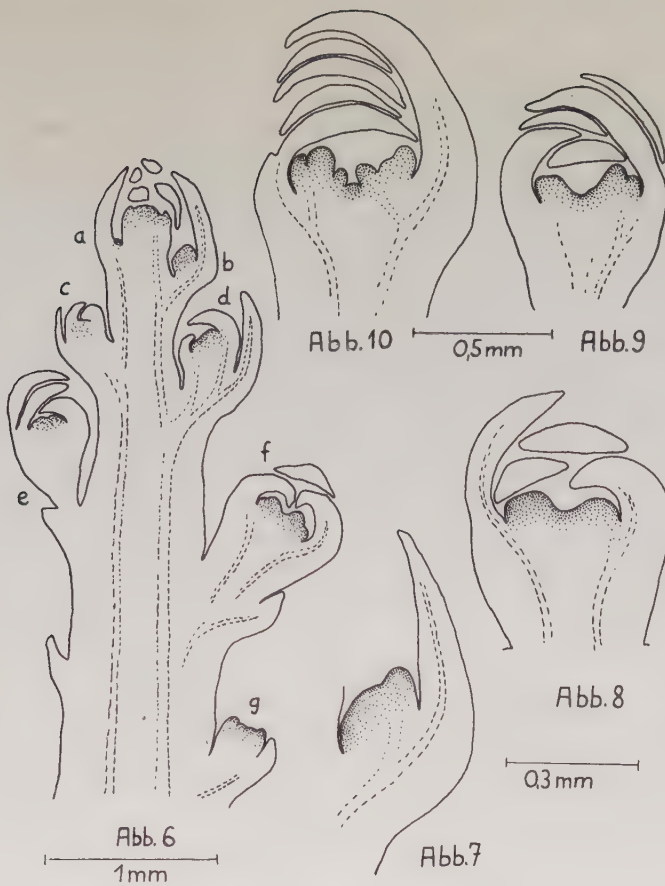


Abb. 6—10. *Clavija* aff. *elliptica*. Mediane Längsschnitte durch eine Infloreszenz- und mehrere Blütenanlagen.

Abb. 6. Infloreszenzanlage. Nur die Blütenanlagen a, d, f und g sind etwa median getroffen. Die anormale Kelchdeckung bei f, wo 2 Kelchblattprimordien nicht übereinandergreifen, kommt gelegentlich vor.

Abb. 7. Blütenanlage an der Basis des Tragblattes mit 1. Kelchblattprimordium. Das 5. Kelchblatt ist im Entstehen.

Abb. 8. Kronblattbildung links am Stamen-Petalum-Höcker. Rechts ist der Ringwall getroffen.

Abb. 9. Anlage des Karpellringwalls an der geförderten Seite der Blütenknospe.

Abb. 10. Karpellringwall und erste Anlage der Zentralplazenta.

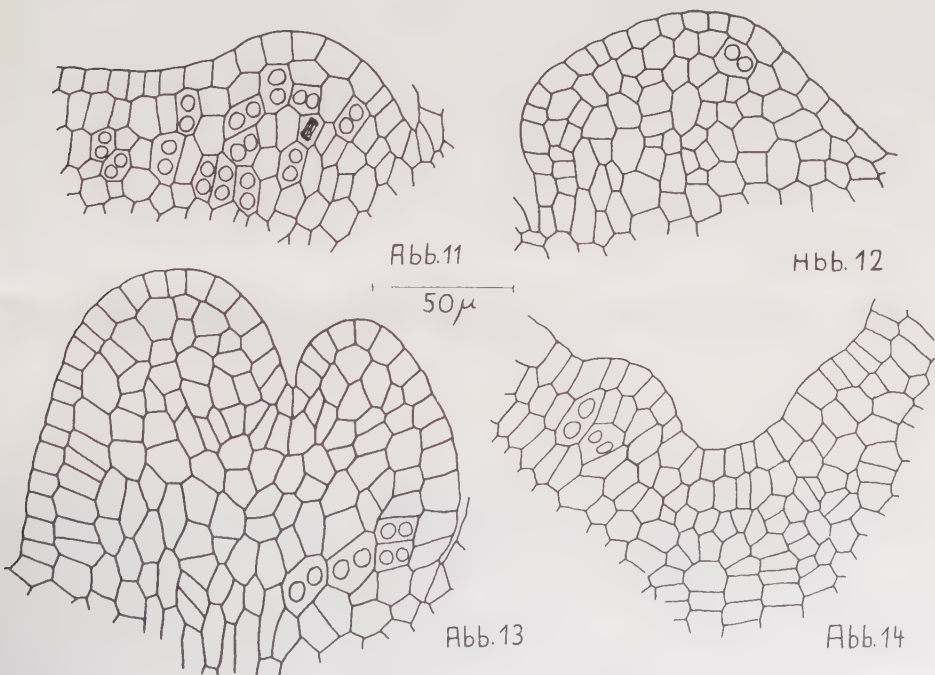


Abb. 11—14. *Clavija* aff. *elliptica*.

Abb. 11. Stamen-Petalum-Höcker längs.

Abb. 12. Ausschnitt aus Abb. 8. Die Kronblattanlage entsteht durch Periklinalteilungen in der 2. Zellage.

Abb. 13. Ausschnitt aus Abb. 9. Die Kronblattanlage wächst durch einen Kranz von Initialen in der 2. Zellage. Im Längsschnitt ist davon jeweils eine getroffen.

Abb. 14. Anlage des Karpellringwalls. Am Apex die Zentralmutterzellen und darunter das Rippenmeristem (Markmeristem).

wird aber auch die Tunica beherrschend. Einen beachtenswerten Unterschied zwischen Kelchblatt- und Stamen-Petalum-Primordien bedingt hingegen die bereits erwähnte Morphologie: Auf Längsschnitten durch Kelchblattprimordien zeigt sich schon bei frühen Stadien eine eindeutig ansprechbare Spitzeninitiale (Abb. 32); auf Längsschnitten durch Stamen-Petalum-Höcker ergibt sich dagegen dasselbe Bild wie bei einem jungen Blütenvegetationspunkt: apikal einige gleichartige Initialen in der 2. Zellage (vgl. Abb. 11 und 38). Das Kronblatt entsteht am Stamen-Petalum-Höcker wie ein Kelchblatt am Vegetationspunkt. Zuerst teilen sich Zellen der 2. Zellage periklinal und antiklinal; daraufhin bildet sich ein Kranz von Spitzeninitialen (Scheitelkante der 2. Zellschicht). Auch hier finden zu einem wohl unbedeutendem Ausmaß Zellteilungen in der 3. Zellage statt. Mit der Dorsiventralität der Petalum-Primordien geht einher, daß im Längsschnitt früh eine Spitzeninitiale deutlich wird (Abb. 13). Das Primordium des Staminodiums entsteht als direkte Fortsetzung des betreffenden Ringwallteils wie das Staubblatt als Verlängerung des Stamen-Petalum-Höckers. Der Carpellringwall zeigt als ausgeprägt dorsiventrale Bildung auf Längsschnitten früh eine Spitzeninitiale in der 2. Zellage. Die Plazenta entwickelt sich wie der junge Blütenvegetationspunkt (vgl. Abb. 36 und 37 bei *Ardisia malouiana*).

2. *Clavija macrophylla* (LINK) RADLK.

Nur die Tatsachen seien erwähnt, in denen sich *Clavija macrophylla* von *Clavija* aff. *elliptica* unterscheidet: Die Infloreszenz ist um ein Vielfaches größer und reichblütiger. Bei der Blütenentwicklung verläuft die Stamen-Petalum-Bildung anders. Zwar gibt es auch hier ein entsprechendes Stadium zum Stamen-Petalum-Höcker bei *Clavija* aff. *elliptica* (Abb. 16 und 20). Aber dieser Höcker ist von Anfang an 2teilig, aus 2 Anlagen, der Petalum- und Stamenanlage, zusammengesetzt. Schon die Entwicklung der äußeren Form deutet auf 2 Entwicklungszentren, vor allem aber die Histogenese: Bei *Clavija* aff. *elliptica* nimmt die Intensität der Zellteilungen von den Seiten des Stamen-Petalum-Primordiums zur Mitte hin allmählich zu. Als Kurve dargestellt würde sie eine ähnliche Form annehmen wie der einheitliche Höcker selbst (Abb. 11). Bei *Clavija macrophylla* dagegen hätte eine solche Kurve der Teilungsintensität 2 Höhepunkte: den einen in der Region der Kronblattentwicklung, den anderen in der Entwicklungsregion des Staubblattes. Hinsichtlich der Mittelregion zwischen Petalum- und Stamenanlage drängt sich der Vergleich mit dem Ringwall zwischen 2 Stamen-Petalum-Höckern auf. Die Teilungsintensität ergäbe dort dieselbe 2gipflige Kurve. Ein Unterschied besteht aber durch die geometrische Lage der beiden geförderten Regionen: Bei der Ringwallentwicklung liegen die beiden Regionen auf einer Ebene; als Folge ergeben sich zwei Kuppen, die durch einen Sattel verbunden sind. Bei der Stamen- und Petalumentwicklung von *Clavija macrophylla* liegen die beiden geförderten Regionen auf einer gekrümmten Fläche. Dadurch kann die Verbindung der Höcker unter den übrigen gegebenen Umständen nicht muldenförmig sein, sondern muß gerad-

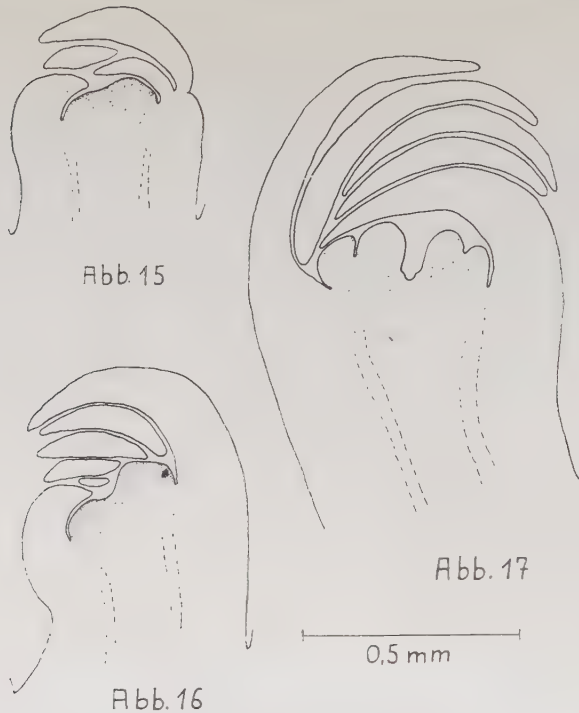


Abb. 15—17. *Claviija macrophylla*. Mediane Längsschnitte durch Blütenknospen.

Abb. 15. Rechts erste Petalum- und Stamenanlage.

Abb. 16. Die Region zwischen der Petalum- und Stamenanlage wächst anfangs mit.

Abb. 17. Anlage des Karpellringwalls.

linig verlaufen wie die Längsschnitte der Abb. 15 und 16 zeigen. Der Kurve der Teilungsintensität würde also nicht der Umriß der Petalum- und Stamenanlage entsprechen. Eine Transformation der Kurve wäre natürlich durch entsprechende Wölbung der Koordinaten möglich: Die zwei Höhepunkte gingen dann in ein Plateau über so wie es die Längsschnitte zeigen. Sowohl Staubblatt als auch Kronblatt entstehen als breite Anlagen und lassen daher in Längsschnitt keine abgrenzbare Spitzeninitiale erkennen. Wenn die Mittelregion zwischen den beiden Anlagen ihr Wachstum völlig eingestellt hat, wird das Kronblatt allmählich dorsiventral und zeigt dann im Längsschnitt eine Spitzeninitiale. Der Karpellringwall wird im Vergleich zu *Claviija* aff. *elliptica* etwas später im stark eingesenkten konkaven Vegetationspunkt angelegt (Abb. 17).

3. *Deherainia smaragdina* (PLANCH.) DECNE.

Auch hier seien nur die Unterschiede gegenüber *Claviija* aff. *elliptica* erwähnt: Die blattachselständige Infloreszenz ist extrem reduziert (Abb. 21

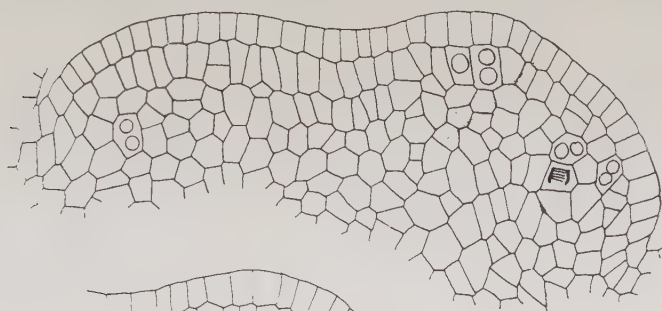


Abb. 18

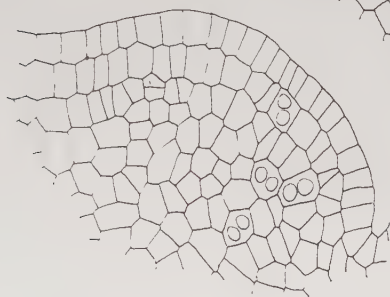


Abb. 19

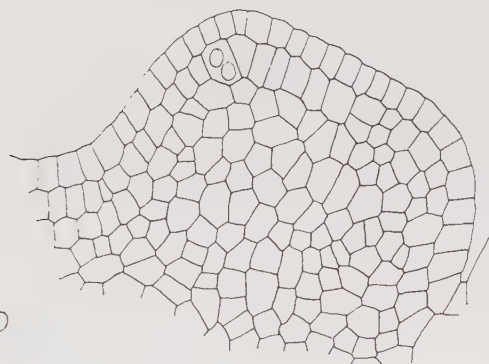


Abb. 20

Abb. 18—20. *Clavija macrophylla*.

Abb. 18 und 19. Durch Zellteilungen in der 2., 3. und 4. Zellage entstehen die ersten Vorwölbungen der Petalum- und Stamenanlage.

Abb. 20. Ausschnitt aus Abb. 16.

u. 22), zeigt aber denselben Bauplan wie der Blütenstand von *Clavija* aff. *elliptica*. Meist kommt nur eine Blüte zur Entwicklung, die dann ausgewachsen eine axilläre Einzelblüte vortäuscht, weil das Infloreszenzrudiment in diesem Stadium kaum mehr sichtbar ist. Nicht selten entwickeln sich aber zwei Blüten, manchmal sogar drei oder vier. Die Asymmetrie der jungen Blütenknospen ist hier noch stärker ausgeprägt als bei *Clavija* aff. *elliptica*. Die Knospe in Abb. 21 ist fast ganz vom ersten Kelchblatt bedeckt. Die Längsschnitte der Abb. 4 und 26 zeigen besonders die Asymmetrie in der Vertikalen. Als Anomalie

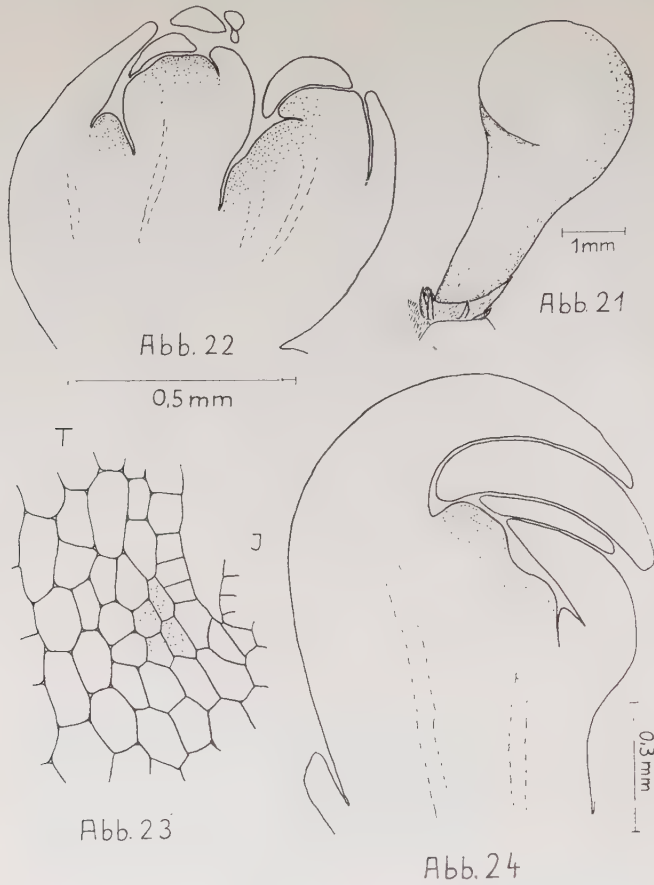


Abb. 21—24. *Deherainia smaragdina*.

- Abb. 21. Stark asymmetrische Blütenknospe an der rudimentären Infloreszenz; darunter Ansatzstelle des entfernten Laubblattes, in dessen Achsel die Infloreszenz entspringt.
- Abb. 22. Infloreszenzanlage im medianen Längsschnitt. 2 Blütenanlagen etwa median getroffen.
- Abb. 23. Der Blütenvegetationspunkt V entsteht an der Basis des Tragblatts T aus bereits etwas vakuolisierten Zellen. Infloreszenzspitze = I.
- Abb. 24. An der geförderten Seite der Blütenknospe hat sich die Petalumanlage bereits gebildet; rechts ist der Stamen-Petalum-Höcker noch ungeteilt. Medianer Längsschnitt.

wurde eine Knospe mit imbrikater Kelchdeckung gefunden. Da die Blüte von *Deherainia smaragdina* um ein Vielfaches größer ist als die *Clavijablüte*, ist auch der Blütenvegetationspunkt größer. Die Vergrößerung wird nicht durch größere Zellen, sondern durch Erhöhung der Zellzahl erreicht (Abb. 25). Wie

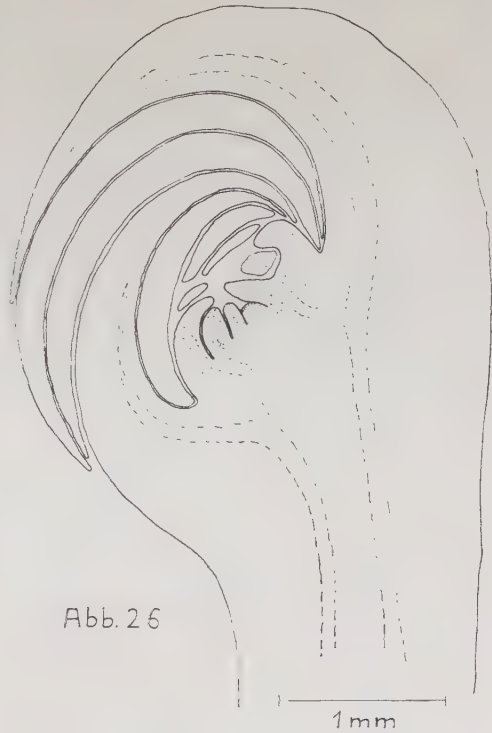
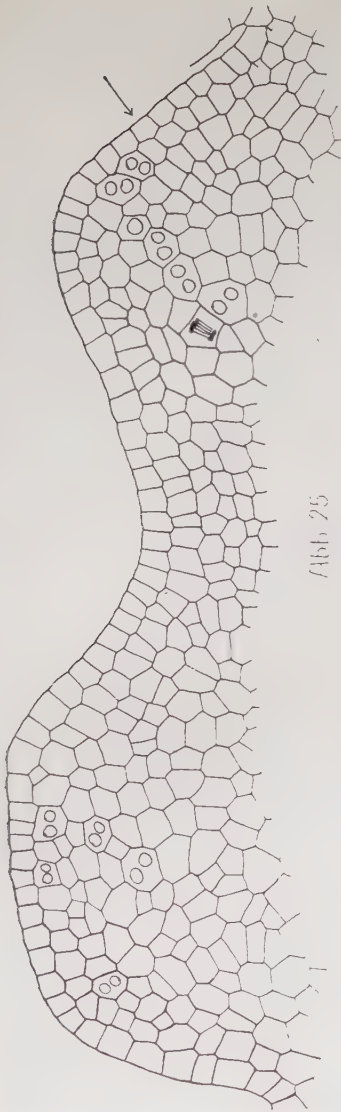


Abb. 26. *Deherainia smaragdina*. Starke Asymmetrie im Kelch-, Kronblatt-, Staubblatt- und Karpellkreis. Medianer Längsschnitt.

Abb. 25. *Deherainia smaragdina*.
Ausschnitt aus Abb. 24.

Abb. 24 und 25 zeigen, bildet sich das Kronblatt sehr früh auf der Außenseite des Stamen-Petalum-Höckers. Drückt man sich so aus, dann setzt man die Existenz eines einheitlichen Stamen-Petalum-Primordiums bereits voraus. Gerade diese Voraussetzung ist aber fragwürdig. Man könnte nämlich sagen: das angebliche Stamen-Petalum-Primordium ist bis zum Pfeil der Abb. 25 das Stamen-Primordium und die Region vom Pfeil bis zum Kelchansatz gehört gar nicht zum Stamen-Petalum-Höcker, sondern zum Apex. Das Kronblatt würde dann zentri-

fugal als eigene Anlage entstehen. Die fragliche Grundvoraussetzung heißt also: endet das Primordium in Abb. 25 beim eingezeichneten Pfeil oder reicht es bis zum Kelchansatz? Doch diese Frage betrifft nicht die Beschreibung, sondern die Interpretation (siehe im vergleichenden Teil).

Myrsinaceae

4. *Ardisia malouiana* (LIND. et ROD.) MCF.

Sie hat reichblütige, zusammengesetzte Trauben. Die spiralig gestellten Blüten entwickeln sich akropetal. Die Tragblätter entstehen auf dieselbe Weise wie es oben geschildert wurde. Im Gegensatz zu den Theophrastaceen bildet sich der Blütenvegetationspunkt sehr früh in der Achsel der Braktee. Da die Tragblätter langsam vom Infloreszenzspitze abrücken, geht der Blütenvegetationspunkt direkt aus dem Flankenmeristem hervor (Abb. 27). Die Entwicklung und Differenzierung des Blütenscheitels stimmt mit jener bei den Theophrastaceen überein. Vorblätter fehlen auch hier völlig. Die Kelchblätter werden mehr oder weniger gleichzeitig angelegt und sind dementsprechend gleich groß. Die Blütenknospe ist also von Anfang an radiär-symmetrisch. Die Kelchdeckung ist rechtsgedreht. Die alternierenden Glieder des nächsten Kreises entstehen ebenfalls gleichzeitig. Es handelt sich um einheitliche Stamen-Petalum-Primordien (Abb. 28 u. 33), die wie bei den Theophrastaceen durch einen Ringwall verbunden sind. Der Ringwallsattel zwischen den Primordien entwickelt sich hier aber nicht weiter, da keine Staminodien gebildet werden. Das Kronblatt entsteht auf der Außenseite des Stamen-Petalum-Höckers, aber im Gegensatz zu *Clavijsa* aff. *elliptica* sehr nahe an der Spitze des Primordiums (Abb. 29 u. 34). Drückt man sich so aus, dann muß man „Spitze“ als die terminale Begrenzungslinie der Symmetrie-Ebene senkrecht zur Zeichenebene der Abb. 34 definieren. Versteht man unter „Spitze“ aber die ganze flache Kuppe des Höckers, dann ist man wohl gezwungen zu sagen: das Kronblatt entsteht aus dem äußeren Teil der Kuppe. Daraus folgt, daß sich der Stamen-Petalum-Höcker an der Spitze in die Kronblatt- und Staubblattanlage teilt. Die Kronblattanlage wächst im Vergleich zum Staubblatt-Primordium wesentlich schneller, vor allem an ihrer Außenseite, so daß die Staubblattanlage bald völlig überwölbt ist (Abb. 31). Schon vorher wurde der Karpellringwall angelegt (Abb. 30 u. 31). Die Ringwall- und Plazentabildung gleicht den Verhältnissen bei *Clavijsa* aff. *elliptica*. Die Histogenese der Blütenglieder zeigt ebenfalls kaum Unterschiede gegenüber *Clavijsa* aff. *elliptica*. Das Petalum-Primordium zeigt im Längsschnitt besonders früh eine deutliche Spitzeninitiale in der zweiten Zellage (Abb. 34). Die subepidermalen Initialen des Karpellringwalls werden später von epidermalen Initialen abgelöst.

5. *Hymenandra wallichii* A. DC.

In der Frühentwicklung bestehen kaum Unterschiede gegenüber *Ardisia malouiana*. Bei der Entwicklungsfolge der Kelchblätter kann man noch die An-

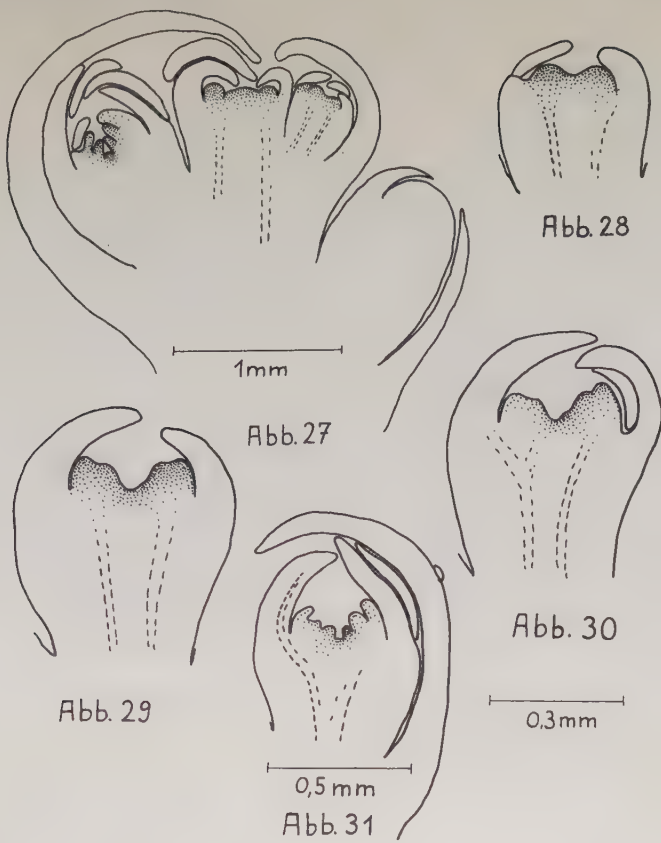


Abb. 27—31. *Ardisia malouiana*. Mediane Längsschnitte durch eine Infloreszenz- und mehrere Blütenanlagen.

Abb. 27. Infloreszenzanlage. Die 5. Blütenanlage ist nur tangential getroffen.

Abb. 28. Stamen-Petalum-Höcker.

Abb. 29. Entstehung der Petalumanlage. Erste Vorwölbung des Karpellringwalls.

Abb. 30 und 31. Entwicklung des Petalums, Stamens und des Karpellringwalls.

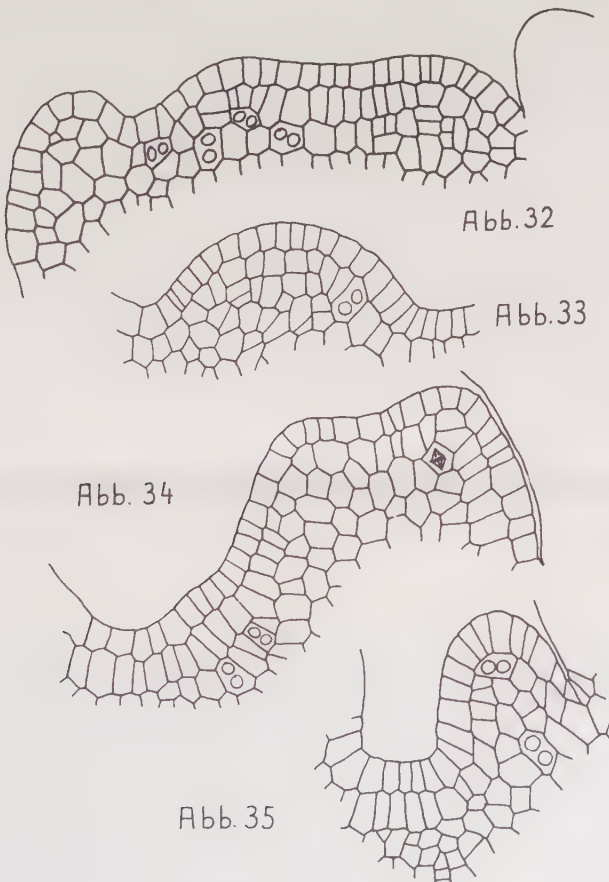


Abb. 32—35. *Ardisia malouiana*.

Abb. 32. Kelchblattprimordien und Stamen-Petalum-Höcker im Längsschnitt. Die Stamen-Petalum-Höcker entstehen durch Periklinalteilungen in der 2. und 3. Zellige.

Abb. 33. Ausschnitt aus Abb. 28 links.

Abb. 34. Ausschnitt aus Abb. 29 rechts.

Abb. 35. Der Karpellringwall entwickelt sich zuerst durch eine Scheitelkante der 2 Zellige.

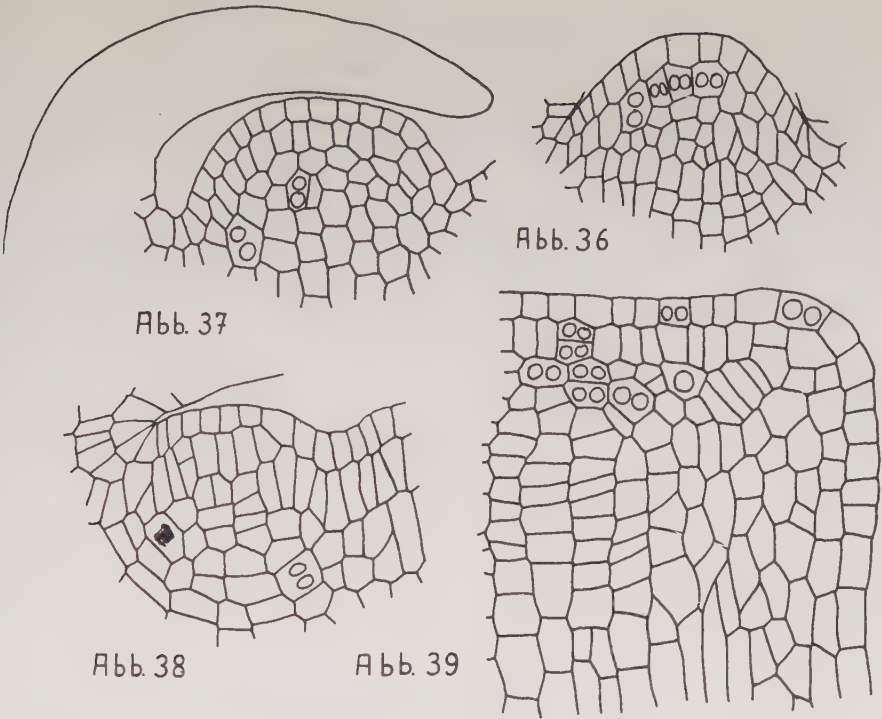


Abb. 36—39.

Ardisia malouiana:

Abb. 36. Zentralplazenta im medianen Längsschnitt.

Abb. 37. Junger Blütenvegetationspunkt mit Tragblatt im medianen Längsschnitt.

Hymenandra wallichii:

Abb. 38. Bildung des Blütenvegetationspunktes. Medianer Längsschnitt.

Abb. 39. Rechte Hälfte des medianen Längsschnittes durch einen Blütenapex während der Kelchblattbildung.

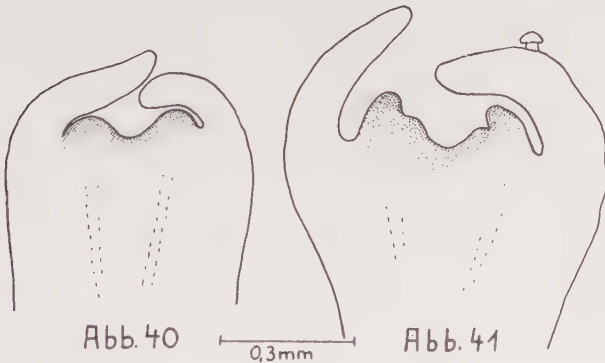


Abb. 40 und 41. *Hymenandra wallichii*: Mediane Längsschnitte durch Blütenknospen.

Abb. 40. Stamen-Petalum-Höcker.

Abb. 41. Stark positive Wachstumsallometrie der Petalumanlage.

deutung einer $\frac{2}{5}$ -Spirale sehen. Die beiden seitlichen Kelchblattvorwölbungen werden vor den anderen sichtbar. Dieser Vorsprung ist aber so minimal, daß er sich auf die Größe und Deckung der Kelchblatt-Primordien nicht auswirkt. Die Knospenlage ist auch hier kontort.

6. *Myrsine africana* L.

Sie zeigt einige auffallende Abweichungen gegenüber *Ardisia malouiana*: An der kleinen gestauchten Infloreszenz entwickeln sich meist nur 4—5 vierzählige kleine Blüten. Da die Zellen etwa gleich groß sind wie bei *Ardisia*

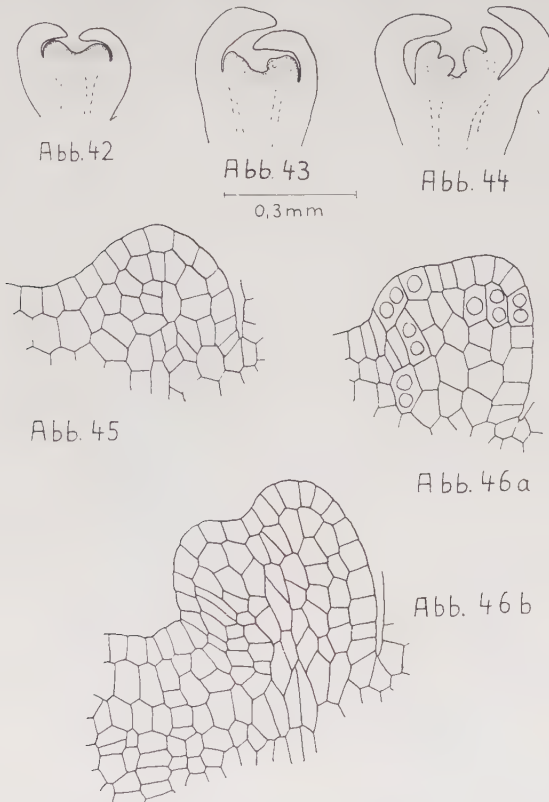


Abb. 42—46. *Myrsine africana*. Mediane Längsschnitte durch Blütenknospen.

Abb. 42. Stamen-Petalum-Höcker.

Abb. 43. Bildung der Staubblattanlage auf der Innenseite des Stamen-Petalum-Höckers.

Abb. 44. Weitere Entwicklung der Staubblätter, Kronblätter und Anlage des Karpellringwalls.

Abb. 45. Ausschnitt aus Abb. 42.

Abb. 46. b Ausschnitt aus Abb. 43; a 2 Schnitte tangential vom Schnitt der Abb. b.

malouiana bestehen der Blütenvegetationspunkt und die Primordien aus relativ wenig Zellen (Abb. 45 u. 46). Entgegen den Angaben von Pax (1897) fehlen auch hier Vorblätter völlig. Das erste Kelchblatt steht meist seitlich zum Tragblatt, manchmal aber auch mehr oder weniger über dem Tragblatt. Die anderen drei Kelchblätter können in verschiedener Reihenfolge entstehen und zeigen dementsprechend andere Deckung: a) Das zweite Kelchblatt ist dem ersten Kelchblatt opponiert. Kelchblatt Nr. 3 steht dann rechts oder links vom ersten Kelchblatt. b) Kelchblatt Nr. 1 deckt Kelchblatt Nr. 2, Kelchblatt Nr. 2 Nr. 3, und das vierte Kelchblatt wird von den Rändern des ersten und dritten Kelchblatts gedeckt. c) Die Kelchblätter entstehen von der einen Seite des Scheitels zur anderen fortschreitend wie bei den Theophrastaceen. Das erste Kelchblatt ist in jungen Stadien über doppelt so groß wie das vierte. Im Stamen-Petalum-Kreis sind die Größenunterschiede der einzelnen Glieder geringer. Die Dek-

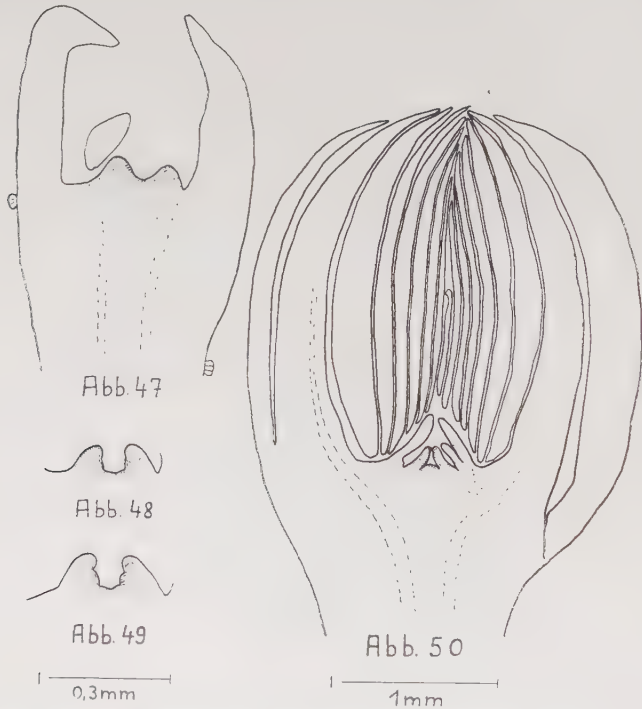


Abb. 47—50. *Aegiceras corniculatum*. Mediane Längsschnitte durch Blütenknospen bzw. Ausschnitte aus Blütenknospen.

Abb. 47. Stamen-Petalum-Höcker bzw. Petalum-Höcker.

Abb. 48 und 49. Weitere Entwicklung des Petalum-Höckers. Bildung des Staubblatt-primordiums.

Abb. 50. Die starke positive Wachstumsallometrie des kontorten Kelchs. Die Kronblätter, Staubblätter und das Gynoeceum sind dagegen nur schwach entwickelt.

kung der Kronblätter ist meist kontort, zeigt aber auch Abweichungen, z. B. Fall b). Definiert man die Spitze des Stamen-Petalum-Höckers als Punkt bzw. Begrenzungslinie der transversalen Symmetrieebene, dann ergibt sich gerade das Gegenteil wie bei *Ardisia malouiana*. Die Verlängerung des Stamen-Petalum-Primordiums wird zur Kronblattanlage. Das Staubblattprimordium entsteht auf der Innenseite direkt unterhalb der Spitze des Höckers (Abb. 43 u. 46). Histogenetisch entsteht das Staubblattprimordium wie es allgemein für Primordien kennzeichnend ist. Die Zellen der zweiten Zellage strecken sich stark in die Länge, teilen sich periklinal und antiklinal. Die erste Zellage vergrößert sich entsprechend durch Antiklinalteilungen.

Aegicerataceae

7. *Aegiceras corniculatum* (L.) BLANCO.

An der doldenartig gestauchten Infloreszenz entwickeln sich die Blüten in akropetaler Reihenfolge. Die Kelchblätter zeigten wie die Blütenblätter immer kontorte Knospendeckung. Sie entstehen etwa gleichzeitig und sind gleich groß. Die Primordien des nächsten Kreises sollen zunächst als Stamen-Petalum-Höcker bezeichnet werden. Wenn sie eine bestimmte Größe erreicht haben, entsteht basal an der Innenseite ein neues Entwicklungszentrum (Abb. 48, 49, 51 u. 52). Die Zellen der zweiten (und dritten?) Zellage teilen sich lebhaft periklinal und antiklinal. Die erste Zellage erweitert sich entsprechend durch Antiklinalteilungen. Die obere Hälfte des Stamen-Petalum-Höckers wächst unbeeinflusst davon weiter und bildet das Kronblatt. Aus dem neuen Primordium wird das Staubblatt. Nun drängt sich für die Interpretation die Frage auf: Entsteht die Staubblattanlage aus dem Stamen-Petalum-Primordium

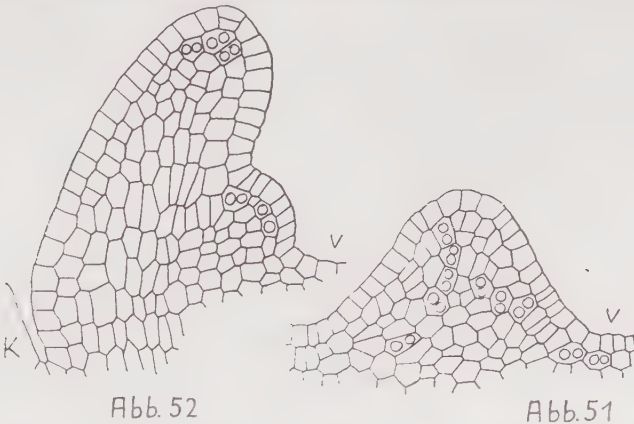


Abb. 51 und 52. *Aegiceras corniculatum*. Mediane Längsschnitte.

Abb. 51. Stamen-Petalum-Höcker.

Abb. 52. Bildung des Staubblattprimordiums auf der Innenseite der Kronblattanlage.
K = Kelch, V = Blütengewebepunkt.

bzw. Petalum-Primordium oder als selbständiges Primordium am konkaven Blütenvegetationspunkt? Da es keine morphologischen Kriterien gibt, um das Petalum-Primordium scharf abzugrenzen, muß diese Frage offen bleiben. Die Entwicklung des Gynoeceums verläuft wie oben geschildert wurde. Einzelheiten der weiteren Entwicklung, insbesondere die stark positive Wachstumsallometrie des Kelches, zeigen die Abbildungen.

Primulaceae

8. *Lysimachia barystachys* BUNGE

Die spiralg gestellten Blüten der endständigen Ähre entwickeln sich in akropetaler Reihenfolge. Die Tragblätter entstehen wie bei *Clavija* aff. *elliptica*. Der Blütenvegetationspunkt bildet sich unmittelbar neben der Tragblattbasis am Infloreszenzscheitel, kommt aber früh in die Achsel des Tragblattes zu stehen. Er entsteht wie oben geschildert und erhält dieselbe Zonierung. Die Kelchblätter entstehen meist wie bei *Clavija* aff. *elliptica* von der einen Seite des Blütenvegetationspunktes zur entgegengesetzten fortschreitend. Daneben gibt es aber noch andere Entstehungsfolgen (siehe im vergleichenden Teil). Die Glieder des nächsten Kreises bilden sich in derselben Reihenfolge wie die Kelchblätter. Es sind einheitliche Höcker, die durch einen niederen Ringwall am Grunde miteinander verbunden sind. Basal an ihrer Außenseite entstehen die Kronblattanlagen. Die Höcker verlängern sich zu den Staubblättern (Abb. 53). Es ist daher näherliegend zu sagen: auf den Kelchkreis folgt direkt der Staubblattkreis; die Kronblätter bilden sich auf der Außenseite der Staubblätter. Die Anlagen der Petalen wachsen auffallend langsam. Relativ lange bilden sie nur einen Wulst am Grunde der Staubblätter (siehe auch PFEFFER 1872). Seitlich dagegen wachsen sie schneller, so daß sie bald am Ringwall miteinander verschmelzen. Der Karpellringwall entsteht etwa zur selben Zeit wie der Kronblattwulst, die freie Zentralplazenta unmittelbar nach dem Karpellringwall. In der Histogenese der Blütenglieder bestehen keine wesentlichen Unterschiede gegenüber *Clavija* aff. *elliptica*. Abb 54 zeigt, daß die Kronblattanlage auch durch Periklinalteilungen in der zweiten Zellage entsteht. Teilungen in der darunterliegenden Zellschicht dürften beim Aufbau der Anlage nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Allmählich bildet sich wie üblich eine subepidermale Scheitlkante.

9. *Ardisiandra wettsteinii* J. WAGNER

Die wenigblütigen, traubig-doldigen Infloreszenzen mit stark gestauchter Achse sind blattachselständig oder entspringen frei am Stengel. Die spiralg gestellten Blüten entstehen in akropetaler Reihenfolge. Da mit *Lysimachia barystachys* viel Gemeinsamkeiten bestehen, seien im Folgenden nur die Unterschiede herausgestellt: Die Kelchblätter entstehen fast gleichzeitig; eine $\frac{2}{5}$ -Spirale ist leicht angedeutet. Die Ästivation ist valvat. Auffallend bald nach



Abb. 53

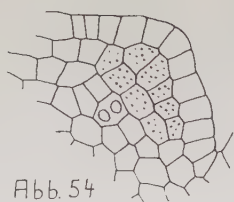


Abb. 54



Abb. 55

Abb. 56

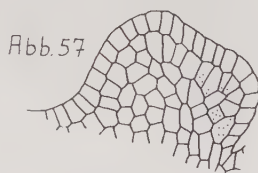


Abb. 57



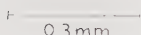
Abb. 58



Abb. 59



Abb. 60



0.3 mm



Abb. 61

Abb. 53—61. Mediane Längsschnitte durch Blütenknospen.

Lysimachia barystachys:

Abb. 53. Blütenknospe mit den Anlagen der Kelchblätter, Staubblätter, auf deren Dorsalseite die Kronblätter entstehen, des Karpellringwalls und der freien Zentralplazenta.

Abb. 54. Ausschnitt aus Abb. 53 rechts.

Ardisiandra wettsteinii:

Abb. 55. Stamen-Petalum-Höcker.

Abb. 56. Entstehung der Petalumanlage.

Abb. 57. Ausschnitt aus Abb. 56 rechts. Stamen- und Petalumanlage.

Abb. 58. Anlagen der Kelchblätter, Staubblätter, Kronblätter und des Karpellringwalls.

Abb. 59. Ausschnitt aus Abb. 58. Entwicklung der Petalumanlage durch eine Scheitelkante in der 2. Zellage.

Glaux maritima:

Abb. 60. Anlage der Kelchblätter, Staubblätter und des Gynoeceums.

Abb. 61. Ausschnitt aus Abb. 60. Karpellringwall und Plazenta werden gleichzeitig angelegt durch Teilungen in der 2. Zellage.

der Anlage der Kelchblätter werden die Stamen-Petalum bzw. Stamen-Primordien sichtbar (Abb. 55). Die Kronblattanlage spaltet sich etwas früher ab als bei *Lysimachia barystachys* (Abb. 56). Auch die Scheitellkante der zweiten Zelllage dürfte früher entstehen (Abb. 57 u. 59).

10. *Glaux maritima* L.

Am Infloreszenzscheitel entstehen die Tragblätter in spiraliger Stellung, kommen dann aber bald dekussiert zu stehen. Der Blütenvegetationspunkt bildet sich in der Tragblattachsel wie oben geschildert wurde. In seiner Gestalt zeigt er aber einen auffallenden Unterschied: er ist ausgeprägt dorsiventral; in der Transversalen etwa doppelt so breit wie in der Medianebene. Die Blütenglieder entstehen nacheinander: das erste Kelchblatt seitlich, das zweite in $\frac{2}{5}$ -Stellung schräg gegenüber, Kelchblatt Nr. 3 zwischen dem ersten und zweiten (= adaxial), Kelchblatt Nr. 4 neben Kelchblatt Nr. 2 und das fünfte Kelchblatt folglich zwischen dem vierten und ersten. Anfangs sind die ersten beiden Kelchblätter bis über doppelt so groß wie die übrigen. Daraus ergibt sich eine beachtliche Asymmetrie. Kelchblatt Nr. 3 und 4 können in ihrer Lage vertauscht sein: das vierte Kelchblatt steht dann adaxial und es resultiert eine imbricate Kelchdeckung, die einer $\frac{2}{5}$ -Spirale entspricht. Die anderen Kelchblätter können gelegentlich auch in ihrer Stellung vertauscht sein. Die Staubblattprimordien entstehen in entsprechender Reihenfolge wie die Kelchblätter. Das Staubblattprimordium zwischen dem vierten und fünften Kelchblatt ist nur stark halb so groß wie die übrigen vier, die nur kleine Größendifferenzen zeigen. Histogenetisch entstehen die Staubblattprimordien wie die Stamen-Petalum-Höcker bei *Lysimachia barystachys*. Von einer Kronblattanlage ist aber nicht die geringste Andeutung zu sehen (siehe auch PFEFFER 1872). Stehen auf der adaxialen Seite Kelchblatt Nr. 1, 2 und 3, auf der abaxialen das vierte und fünfte Kelchblatt, dann entsteht der Karpellringwall von der adaxialen zur abaxialen Seite fortschreitend. Gleichzeitig entwickelt sich die freie Zentralplazenta. Dadurch ergibt sich am Scheitel ein Kontinuum von Periklinalteilungen in der zweiten Zellage (Abb. 61). Dieses Kontinuum wird aber sofort aufgehoben dadurch, daß der Ring zwischen Zentralplazenta und Karpellringwall aufhört zu wachsen. Die weitere Entwicklung des Gynoeceums verläuft wie üblich. Der Unterschied besteht nur in dem anfänglichen Kontinuum.

11. *Samolus valerandi* L.

Die exomorphologische Entwicklung wurde schon 1857 von PAYER beschrieben. Seine Beschreibung ist in Folgendem zu berichtigen: Der Kelchblattanschluß ist nicht konstant. Neben der imbricate Kelchdeckung kommen Übergänge bis zur typischen Theophrastaceen-Ästivation vor. Bei der Deckung der Kronblätter hat bereits PAYER Abweichungen festgestellt. Schon bei den Kelchblättern sind die Größenunterschiede klein, bei den Kronblättern sind sie noch geringer, da sie fast gleichzeitig entstehen. Nach PAYER entwickeln sich die

Staubblätter erst nach den Kronblättern. Das Gegenteil trifft zu (Abb. 62): Die Petalen bilden sich basal an der Außenseite der Staubblätter (siehe auch PANKOW 1959). Der Ringwall zwischen den Staubblattprimordien liefert Stamino-
dien auf dieselbe Weise wie bei *Clavija* aff. *elliptica*. Die Entwicklung des Gynoeceums verläuft wie sie PANKOW (1959) geschildert hat.



Abb. 62. *Samolus valerandi*. Medianer Längsschnitt durch eine Blütenknospe. Anlage des Petalums und des Karpellringwalls.

Abb. 62

12. *Coris monspeliensis* L.

An der ährigen Infloreszenz entwickeln sich die spiralig gestellten, tragblattlosen Blüten in akropetaler Reihenfolge (Abb. 66). Der Blütenvegetationspunkt entsteht wie üblich (Abb. 71 u. 72). Die ersten beiden Kelchblätter bilden sich adaxial, unmittelbar darauf entstehen die beiden seitlichen und das abaxiale. Wenn das fünfte Kelchblatt angelegt ist, wird zwischen den beiden



Abb. 63

Abb. 64



Abb. 65

Abb. 63, 64 und 65. *Coris monspeliensis*. Entwicklung des Kelchs und Außenkelchs.

ersten Kelchblättern genau adaxial das erste Primordium des Außenkelchs sichtbar. Ebenfalls in abaxialer Richtung fortschreitend entstehen die vier übrigen Primordien des Außenkelchs. Kelch und Außenkelch entwickeln sich also beide von der adaxialen zur abaxialen Seite des Blütenvegetationspunktes fortschreitend (Abb. 63 u. 64). Sie verhalten sich aber in der weiteren Entwicklung entgegengesetzt: Die geringen Größenunterschiede zwischen den Kelchblättern werden bald ausgeglichen. Die anfänglichen Größenunterschiede zwischen den Gliedern des Außenkelchs vergrößern sich stark. Der Außenkelch wächst zur adaxialen Seite hin stark positiv allometrisch. Dadurch wird die Blütenknospe früh extrem zygomorph (Abb. 65). Die Primordien des Außenkelchs sind etwas unterhalb der Kelchblattanlagen inseriert, verwachsen aber trotzdem sehr früh mit den Kelchblattprimordien, auf dieselbe Weise wie es PAYER für Lythraceen beschrieben hat. Alternierend zu den Kelchblattanlagen entstehen die Stamen-Petalum-Höcker (Abb. 68). Sie spalten die Kronblattanlagen ebenfalls basal an ihrer Außenseite ab (Abb. 69 u. 70). Zur selben Zeit wie die Kronblattanlagen oder unmittelbar darauf bildet sich der Karpellringwall und die freie Zentralplazenta (Abb. 70). Die stärker abweichende Gesamtentwicklung hat vor allem zwei Gründe: 1.) die starke positive Wachstumallometrie des Kelchs und Außenkelchs (Abb. 65, 66, 68, 70). 2. das Scheitelwachstum: der Apex bleibt hier bis zuletzt ausgeprägt gewölbt, während er bei allen bisher betrachteten Arten durch die Anlage des Stamen-Petalum-Höckers konkav wurde. Die Plazenta entsteht folglich nicht in einem konkaven Apex, sondern als Fortsetzung der gewölbten Scheitelspitze. Exomorphologisch ist deshalb kaum zu entscheiden, wann die Plazenta angelegt wird. Histogenetisch ereignet sich aber dasselbe wie bei den bisher betrachteten Arten: die zweite Zellage beginnt sich intensiv periklinal zu teilen (Abb. 77). Die Histogenese der anderen Blütenglieder gleicht ebenfalls weitgehend dem bisher geschilderten Verhalten. Das Kronblatt entsteht auch hier durch Periklinalteilungen in der zweiten und wohl auch dritten Zellage (Abb. 75). Bald darauf entsteht der Kranz von Spitzeninitialen, d. h. auf Längsschnitten wird eine deutliche Spitzeninitiale in der zweiten Zellage sichtbar (Abb. 76).

Vergleichender Teil

I. (Exo-) Morphologie

Die Infloreszenzen

sind razemös (PAYER 1857, MEZ 1902/03, PAX und KNUTH 1905, LANCE et RONDET 1959 u. a.). Entwicklungsgeschichtlich zeigen sich folgende Unterschiede:

1. Die Infloreszenz zeigt eine longitudinale Symmetrie (Theophrastaceen) oder nicht.
2. Die Infloreszenzachse ist verzweigt (*Ardisia malouiana*) oder unverzweigt (z. B. Theophrastaceen).

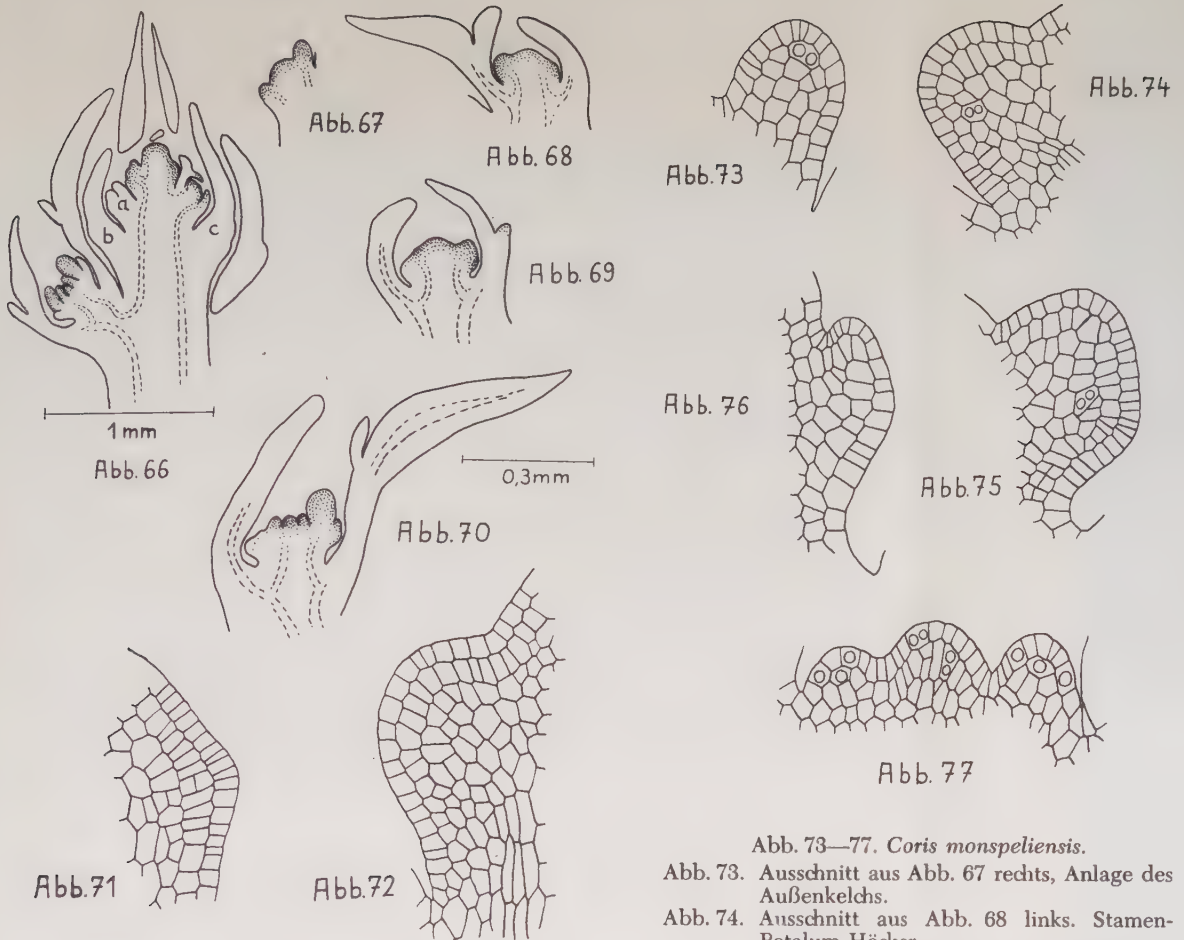


Abb. 73—77. *Coris monspeliensis*.

- Abb. 66—72. *Coris monspeliensis*. Mediane Längsschnitte durch eine Infloreszenz- und mehrere Blütenanlagen.
- Abb. 66. Infloreszenzanlage. Bei den Blütenanlagen a, b und c ist der Kelch und Außenkelch nur tangential getroffen.
- Abb. 67. Blütenknospe mit dem 1. Außenkelch- und dem 5. Kelchblattprimordium.
- Abb. 68. Blütenknospe mit Kelch, Außenkelch und Stamen-Petalum-Höcker.
- Abb. 69. Entwicklung der Petalum-Anlage und allererste Anlage des Gynoeceums.
- Abb. 70. Anlagen des Gynoeceums, der Stamina, Petala, des Kelchs und Außenkelchs.
- Abb. 71 und 72. Entwicklung des Blütenvegetationspunktes.

- Abb. 73. Ausschnitt aus Abb. 67 rechts, Anlage des Außenkelchs.
- Abb. 74. Ausschnitt aus Abb. 68 links. Stamen-Petalum-Höcker.
- Abb. 75. Ausschnitt aus Abb. 69 rechts. Erste Bildung des Petalumprimordiums.
- Abb. 76. Ausschnitt aus Abb. 70 rechts. Petalum-Primordium.
- Abb. 77. Anlage des Karpellringwalls und der Plazenta.

3. Die Internodien der Infloreszenzachse sind gut entwickelt (z. B. *Clavija macrophylla*) oder gestaucht (z. B. *Deherainia smaragdina*).
4. Die Zahl der Blütenanlagen schwankt zwischen 3—5 (z. B. *Deherainia smaragdina*) und weit über 50 (z. B. *Clavija macrophylla*).
5. Alle Blütenanlagen entwickeln sich oder ein Teil der Anlagen an der Spitze oder Basis der Infloreszenz ist in der Weiterentwicklung gehemmt (z. B. Theophrastaceen).
6. Die Blüten haben Tragblätter oder nicht (*Coris monspeliensis*).
7. Die Infloreszenzen sind während ihrer ganzen Entwicklung radiär oder anfangs durch die Phyllotaxis der Tragblätter dorsiventral (*Hymenandra wallichii*).
8. Die Blütenvegetationspunkte bilden sich entweder in der Tragblattachsel (z. B. *Ardisia malouiana*), an der Basis des Tragblattes (Theophrastaceen) oder direkt neben dem Tragblatt an der Flanke des Infloreszenzscheitels (*Lysimachia barystachys*).
9. Die Blütenvegetationspunkte bilden sich am Infloreszenzsheitel aus meristematischen Zellen (z. B. *Ardisia malouiana*) oder aus mehr oder weniger halbmeristematischen Zellen (z. B. Theophrastaceen) „durch regressives Wiederembryonalwerden aus einer kleinen Zellgruppe“ (SCHÜEPP, 1942).
10. Die Länge der Blütenstiele ist verschieden.
11. Die Basis des Blütenvegetationspunktes und des Tragblattes wächst gemeinsam (*Samolus valerandi*) oder nicht. —

Bei einer Art waren diese Merkmale immer konstant.

Der Kelcheinsatz

dagegen ist nicht artkonstant. Bei *Clavija* aff. *elliptica* z. B. kann an derselben Infloreszenz das erste Kelchblatt abaxial oder mehr oder weniger seitlich stehen. Die beiden Typen des Kelcheinsatzes (vgl. EICHLER 1875) können entweder samt Übergangsformen bei einem Individuum vorkommen oder sippenspezifisch sein.

Die Stellung und Deckung der Kelch- und Kronblätter

zeigt ähnliche Schwankungen. Es gibt Arten (z. B. *Aegiceras corniculatum*, *Hymenandra wallichii*, Theophrastaceen), bei denen sie streng konstant ist. Bei anderen Arten (*Lysimachia barystachys*, *Samolus valerandi*, *Glaux maritima* und *Myrsine africana*) kommen verschiedene Ästivationen nebeneinander vor. Diese Unregelmäßigkeit ist bei den Primulaceen schon lange bekannt. SCHUMANN (1890) schreibt, „daß bei vielen Primulaceen die Kelche keine klare oder konstante Deckung haben, ein Umstand, der sehr dafür spricht, daß die Sepalen in allen Fällen eine Anlage zeigen, die mit einem irgendwie orientierten Quincunx nicht übereinstimmt“. Bei *Lysimachia punctata* z. B. kommt kontorte, cochleare und imbricate Deckung vor, beim Kelch zeigten von 18 Blütenknos-

pen 14 kontorte, 3 cochleare und 1 imbrikate Deckung, im Kronblattkreis von 24 Blütenknospen 14 konkorte, 2 cochleare und 8 imbrikate Ästivation. Bei *Lysimachia barystachys* war die Kelchdeckung bei 25 Blütenknospen 22mal cochlear und 3mal imkribat, die Kronblatt-Ästivation dagegen immer kontort. *Lysimachia vulgaris* zeigte im Kelch- und Kronblattkreis immer kontorte Ästivation. Während bei den Primulaceen alle 3 Arten der Ästivation vorkommen, sind die Verhältnisse bei den anderen 3 Familien fixierter. *Myrsine africana* zeigt noch Schwankungen, *Ardisia malouiana* und *Hymenandra wallichii* sind dagegen immer kontort. *Aegiceras corniculatum* zeigt ebenfalls konstant kontorte Deckung und bei den Theophrastaceen war die Ästivation immer cochlear (nur eine Anomalie bei *Deherainia smaragdina* zeigte imbrikate Kelchdeckung). Die Krondeckung entspricht bei den drei letztgenannten Familien meist der Kelchdeckung. Zusammenfassend kann man also sagen: Es gibt Arten, bei denen entweder in einem oder in beiden Kreisen der Blütenhülle die Ästivation konstant ist und es gibt andere Arten, bei denen zwei oder mehrere Ästivationstypen vorkommen.

Der Stamen-Petalum-Komplex

Auf den Kelchkreis folgt ein Kreis von Primordien, der die Staubblätter, Kronblätter und Staminodien (falls solche vorhanden sind) liefert. (Ausnahme bzw. Grenzfall: *Clavija macrophylla*). Die Staminodien entstehen immer auf dieselbe Weise durch nachträglich einsetzendes Wachstum des mehr oder weniger gut ausgebildeten Ringwallsattels zwischen den Stamen-Petalum-Höckern. Die Gattung *Samolus* L. bietet den interessanten Fall, daß bei einer Art, *Samolus ebracteatus* H. B. K. die Staminodien fehlen (PAX und KNUTH 1905, THENEN 1911). Der Schritt von der Blüte mit Staminodien zu einer Blüte ohne Staminodien scheint deshalb nicht groß zu sein. Die Staub- und Kronblätter können im Gegensatz zu den Staminodien ganz verschieden gebildet werden. Diese Mannigfaltigkeit soll von drei Standpunkten aus erfaßt werden:

1. Der Zeitpunkt, zu dem die Staub- und Kronblätter als eigene Anlagen sichtbar werden, ist verschieden, gemessen an der Entwicklung des Stamen-Petalum-Höckers. Bei *Clavija macrophylla* sind Staubblatt- und Kronblattanlage von Anfang an getrennt. Man kann diese Stamen-Petalum-Bildung als grundverschieden der Stamen-Petalum-Entwicklung bei den anderen Arten gegenüberstellen oder man kann sie als Grenzfall der üblichen Stamen-Petalum-Entwicklung aus einem Höcker betrachten. Dann wäre lediglich der Zeitpunkt verschieden, zu dem sich die Anlagen trennen. Sie würden sich bereits im Moment des Entstehens sondern. *Lysimachia barystachys* ist das andere Extrem: die Einzelanlagen werden am Stamen-Petalum-Höcker erst sehr spät sichtbar. Ordnet man die Arten nach der zeitlichen Entstehungsfolge der Stamen- und Petalum-Anlage, dann ergibt sich etwa folgende Reihe: *Clavija macrophylla* (Grenzfall) — *Deherainia smaragdina* — *Clavija* aff. *elliptica* — *Myrsine africana*, *Coris monspeliensis* — *Hymenandra wallichii*, *Ardisia ma-*

louiana — *Ardisiandra wettsteinii*, *Samolus valerandi*, *Aegiceras corniculatum* und *Lysimachia barystachys*.

2. Die räumlichen Beziehungen zwischen Stamen- und Petalumanlage lassen sich zunächst in folgendem Schema ordnen:

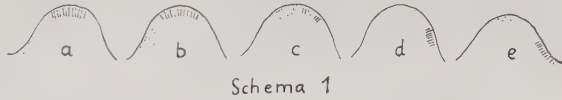
a) Die Stamen-Petalum-Anlage bildet ein Seitenprimordium. Ihr weiteres Wachstum wird davon nicht beeinflußt: sie wächst so ungestört und geradlinig weiter wie eine monopodiale Achse nach Abgliederung einer Seitenachse.

aa) Das seitliche Primordium entsteht auf der Dorsalseite des Stamen-Petalum-Höckers. Der Stamen-Petalum-Höcker wächst zum Staubblatt aus, das seitliche Primordium wird zum Kronblatt (*Deherainia smaragdina*, *Clavija* aff. *elliptica*, *Lysimachia barystachys*, *Ardisiandra wettsteinii*, *Samolus valerandi*, *Coris monspeliensis*). Man würde in diesem Fall wohl besser sagen: die Kronblattanlage bildet sich auf der Außenseite des Staubblattprimordiums.

bb) Das seitliche Primordium entsteht auf der Ventralseite (Innenseite) des Stamen-Petalum-Höckers. Der Stamen-Petalum-Höcker wächst zum Kronblatt aus, das spätere Primordium wird zum Staubblatt (*Myrsine africana* und *Aegiceras corniculatum*). In diesem Fall würde man dann sagen: die Staubblattanlage entsteht auf der Innenseite des Kronblattprimordiums.

b) Die Stamen-Petalum-Anlage teilt sich an ihrer Spitze in die Staubblatt- und Kronblattanlage. Bei einem Primordium mit einer deutlich sichtbaren Scheitelzelle ist eine Gabelung des Primordiums leicht festzustellen, dadurch, daß sich die eine Scheitelzelle in 2 Scheitelzellen teilt. Da beim Stamen-Petalum-Höcker auf Längsschnitten eine einzige Spitzeninitiale nicht eindeutig abgrenzbar ist, ist nicht zu entscheiden, ob sich der Scheitel des Stamen-Petalum-Höckers gabelt oder ob bereits seitliche Verzweigung (Fall a)) vorliegt. Was exomorphologisch noch als terminale Gabelung erscheint, könnte zellulär bereits eine seitliche Verzweigung sein. Unter der Voraussetzung, daß auch in Längsschnitten mehrere Spitzeninitialen existieren, sind Übergänge zwischen den beiden Typen der seitlichen Verzweigung und Gabelung möglich. Somit wäre die obige Einteilung künstlich, weil sie auf einer nicht existenten Disjunktion beruhen würde. Die Mannigfaltigkeit der räumlichen Beziehungen zwischen Staubblatt- und Kronblattanlage würden dann besser durch eine gleitende morphologische Reihe dargestellt. Das hieße: Die neue Anlage, die am Stamen-Petalum-Höcker entsteht, kann basal innen auftreten (*Aegiceras corniculatum*), höher „steigen“ (*Myrsine africana*), an der Spitze des Primordiums entstehen und auf die Außenseite „rücken“ (*Ardisia malouiana*), schließlich dort allmählich abwärts „steigen“ (*Clavija* aff. *elliptica*, *Lysimachia barystachys*, *Ardisiandra wettsteinii*, *Samolus valerandi* und *Coris monspeliensis*). Da eine scharfe Abgrenzung von Blütenvegetationspunkt und Stamen-Petalum-Höcker unmöglich ist, könnte man diese Reihe noch ausdehnen, indem man annimmt, daß bei *Aegiceras corniculatum* das Staubblatt nicht am Kronblatt, sondern am konkaven Blütenvegetationspunkt entsteht. Das hieße dann: Die neue Anlage kann vom Stamen-Petalum-Höcker bis zur Achse „hinabsteigen“,

sowohl ventral (*Aegiceras corniculatum*) als auch dorsal (*Claviija macrophylla*) (siehe Schema 1). Ob aus der neuen Anlage das Staubblatt oder Kronblatt hervorgeht, entscheidet ihre Stellung am Stamen-Petalum-Höcker: innen (ventral) wird sie zum Staubblatt, außen (dorsal) zum Kronblatt.



Schema 1. Entstehungsweise der Stamen- und Petalumanlage aus dem Stamen-Petalum-Höcker. Stamenanlage punktiert, Petalumanlage gestrichelt.
a *Aegiceras corniculatum*, b *Myrsine africana*, c *Ardisia malouiana*,
d *Lysimachia barystachys*, e *Deherainia smaragdina*.

3. Die Wachstumsgeschwindigkeit und -richtung der neu gebildeten Primordien ist ebenfalls sehr mannigfaltig. Die Extreme sind *Ardisia malouiana* und *Lysimachia barystachys*. Bei *Ardisia malouiana* wächst die Kronblattanlage sehr schnell und überwölbt dadurch das Staubblattprimordium. Bei *Lysimachia barystachys* ist die Kronblattanlage lange Zeit nur als Wulst auf der Außenseite des Staubblattprimordiums sichtbar. Stellt man eine morphologische Reihe auf von *Lysimachia barystachys* zu *Ardisia malouiana*, dann ergibt sich etwa: *Lysimachia barystachys* — *Ardisiandra wettsteinii* — *Samolus valerandi*, *Coris monspeliensis* — *Deherainia smaragdina*, *Claviija* aff. *elliptica* — *Hymenandra wallichii*, *Ardisia malouiana*.

Das Gynoeceum

Als dritter Kreis entsteht bei der Primulales-Blütenentwicklung der Karpellringwall, bei allen untersuchten Arten völlig ungegliedert, so daß nicht mehr entscheidbar ist, aus wieviel Karpellen er besteht. Bei *Lysimachia quadrifolia*, *Primula elatior*, *Primula chinensis* (PFEFFER 1872) und bei *Samolus floribundus* H. B. K. (DOUGLAS 1936) soll die Anlage des Karpellringwalles 5höckerig sein. Die Zentralplazenta ist in der Frühentwicklung bei allen untersuchten Arten ganz frei, d. h. sie zeigt zum Karpellringwall keinerlei Verbindung in Form von Septen. Das adulte Ovarium zeigt gelegentlich noch Rudimente von Scheidewänden, so bei *Dodecatheon meadea* L., *Steironema ciliatum* (L.) RAF., *Steironema lanceolatum* WATT (A. GRAY), *Lysimachia nummularia* L., *Lysimachia japonica* THUNB., *Lysimachia punctata* L., *Lysimachia clethroides* DUBY, *Samolus floribundus* H. B. K. (DOUGLAS 1936) und bei *Anagallis linifolia* (SCHAEPPPI 1938). Unterschiede in der Gynoeceumsentwicklung zeigen sich in dreierlei Hinsicht:

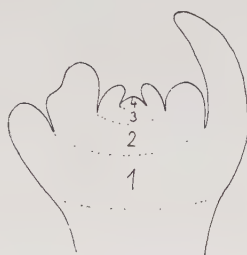
1. Karpellringwall und freie Zentralplazenta werden bei *Glaux maritima* und *Coris monspeliensis* etwa gleichzeitig angelegt, bei den anderen Arten entsteht die Zentralplazenta nach dem Ringwall. Von *Glaux* ausgehend ergibt sich etwa folgende morphologische Reihe: *Glaux maritima*, *Coris monspeliensis* — *Lysimachia barystachys*, *Ardisiandra wettsteinii*, *Samolus valerandi* — *Myrsine africana* — *Ardisia malouiana* und die anderen.

2. Durch die Bildung der äußeren Kreise wird der Blütenvegetationspunkt bis zum Stadium der Plazenta-Entwicklung verschieden stark eingeengt.

3. Außer bei *Coris monspeliensis* entstehen der Karpellringwall und die Plazenta an einem Blütenvegetationspunkt, der durch die Anlage des Stamen-Petalum-Kreises konkav geworden ist.

Der Typus der Primulales-Blütenentwicklung

Auf Grund der frühen Blütenentwicklung ergibt sich ein in mehreren Merkmalen einheitlicher Typ (Schema 2). Die Blütenknospe besteht entwicklungsgeschichtlich aus drei Kreisen und der freien Zentralplazenta (Ausnahme bzw. Grenzfall: *Clavija macrophylla*).



Schema 2. Typus der frühen Blütenentwicklung bei den Primulales. 1 Kelchkreis, 2 Stamen-Petalum(Staminodium-)Kreis, 3 Karpellringwall, 4 freie Zentralplazenta.

Schema 2

1. Kelchkreis. Auch wenn die Kelchblattprimordien nicht genau auf einem Niveau entstehen, verwachsen sie allmählich an ihrer Basis und bilden so auch morphologisch einen Kreis.

2. Stamen-Petalum-(Staminodium-)Kreis. Die Stamen-Petalum-Höcker sind schon auf sehr frühen Stadien durch einen basalen Ringwall zu einem morphologisch einheitlichen Kreis verbunden. Aus diesem Kreis entstehen die Staubblätter, Kronblätter und, wenn vorhanden, die Staminodien (siehe im Kapitel über den Stamen-Petalum-Komplex).

3. Die Karpelle werden meistens gleich als ungegliederter Ringwall angelegt.

Es besteht in der Anlage also vom äußeren zum inneren Kreis die Tendenz, daß die einzelnen Anlagen verschmelzen.

4. Die freie Zentralplazenta erscheint als direkte Fortsetzung des Apex.

Einen Grenzfall dieses Typus stellt, wie gesagt, *Clavija macrophylla* dar, vielleicht auch *Aegiceras corniculatum* und *Deherainia smaragdina*. Man darf hierin wohl einen Übergang zum tetra- bzw. pentazyklischen Typ der Blütenentwicklung sehen.

Da sich der aufgestellte Primulales-Typus auf die Blütenentwicklung bezieht, ist er nicht identisch mit dem Typus einer trizyklischen Primulaceenblüte wie er von DUCHARTRE (1844), WIGAND (1850), PFEFFER (1872) und anderen aufgestellt wurde. Dementsprechend bildet der Entwicklungstyp keinen Gegensatz zu dem Typus von BRAUN (1849/50, EICHLER (1875), PAX (1888)

u. a., welche die Primulaceenblüte als 5zyklisch bezeichnen. Der Grenzfall bei *Clavijsa macrophylla* zeigt vielmehr, daß die Primulalesblüte als pentazyklisch betrachtet werden kann.

II. Anatomie

Der Blütenvegetationspunkt

GRÉGOIRES Ansicht, daß sich der Infloreszenz- und Blütenvegetationspunkt grundsätzlich vom vegetativen Apex unterscheiden, ist durch eine ganze Reihe von Arbeiten widerlegt worden (REEVE 1943, BOKE 1947, PHILIPSON 1946, 1946/47, 1947, RAUH und REZNIK 1951 u. a.). Auch die vorliegenden Ergebnisse sprechen gegen GRÉGOIRES Hypothese. Die Blütenvegetationspunkte der Primulales zeigen eine ähnliche Differenzierung, wie sie von Scheiteln aus dem vegetativen Bereich beschrieben worden sind (HAGEMANN 1959 und 1960, LANCE et RONDET 1959). Bei *Anagallis arvensis* L. hat VAUGHAN (1955) gezeigt, daß sich der vegetative Apex, Infloreszenz- und Blütenscheitel grundsätzlich gleich entwickeln. Vergleicht man den vegetativen Apex von *Anagallis arvensis* (VAUGHAN: Pl. 20, Fig. 1) und z. B. den auf Abb. 37 dargestellten Blütenvegetationspunkt von *Ardisia malouiana*, so stellt man ebenfalls auffallende Ähnlichkeit fest: beide haben zwei Tunicalagen, ähnliche zytohologische Zonierung und dieselbe Primordienentwicklung. Man kann deshalb die Blütenvegetationspunkte der Primulales durch dieselben Begriffe beschreiben wie sie für den vegetativen Apex verwendet werden (siehe SCHMIDT 1924, SCHÜEPP 1926, FOSTER 1938 und 1939, PHILIPSON 1949, POPHAM and CHAN 1950, GIFFORD 1954, v. GUTTENBERG 1960 u. a.): Die Tunica ist ein- bis zweischichtig (vgl. unten). Die Zentralmutterzellen sind klein und teilen sich in verschiedener Richtung (Abb. 37, 39 u. a.), sind aber nicht auffallend vakuolisiert. Seitlich gehen sie allmählich in das teilungsaktive Flankenmeristem über, basal in das mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Rippenmeristem (Abb. 39).

Die Entwicklung des Blütenvegetationspunktes

verläuft bei den untersuchten Arten einheitlich. Die zweite Zellage teilt sich periklinal und antiklinal auf. Die erste Zellage erweitert sich entsprechend durch Antiklinalteilungen. Wie weit die dritte Zellage am Aufbau des Blütenvegetationspunktes beteiligt ist, läßt sich schwer entscheiden. Je größer der Blütenapex wird desto seltener sind Periklinalteilungen in der zweiten Zellage zu beobachten und im Stadium der Primordienausgliederung wurden kaum mehr periklinal geteilte Zellen in der zweiten Zellschicht gefunden. Es ist also anzunehmen, daß der Blütenvegetationspunkt allmählich eine 2schichtige Tunica herausbildet. Bei der Plazentabildung teilt sich die zweite Zellschicht meist aber wieder periklinal. Bei *Anagallis arvensis* L. (VAUGHAN 1955) und *Primula malacoides* (LANCE et RONDET 1959) ist die Tunica von Anfang an 2schichtig. Da bei manchen der untersuchten Arten die dritte Zellschicht bei der Apexentwicklung einen größeren Anteil hat als die zweite Zellage, weichen *Anagallis*

arvensis L. und *Primula malacoides* nicht grundsätzlich vom üblichen Verhalten ab. Wahrscheinlich gibt es sogar gleitende Übergänge zwischen den beiden Typen. Man sagt deshalb besser: Der Blütenvegetationspunkt wird bei den Primulales durch Aufspaltung von 2—3 Zellagen gebildet. Der Anteil der 2. und 3. Zellage kann verschieden groß sein. Im Extrem teilt sich wie bei *Anagallis arvensis* L. die zweite Zellage nur antiklinal, so daß der Blütenvegetationspunkt hauptsächlich durch die 3. Zellage (= Corpusgewebe) aufgebaut wird; im anderen Extrem spielt die 3. Zellage bei der Bildung des Blütenvegetationspunktes kaum eine Rolle.

Allgemeines über Scheitelzelle und Initialen

Ich vertrete nun folgende Hypothese: Ob eine morphologisch beschreibbare Scheitelzelle vorliegt oder mehrere gleichartige Initialen³⁾ (von denen möglicherweise eine physiologisch als Scheitelzelle ausgezeichnet ist) ist weitgehend formkorreliert. Als Beispiel diene der Vergleich der Corpusinitialen von *Utricularia vulgaris* und *Utricularia longifolia* (Abb. siehe bei TROLL und DIETZ 1954): *Utricularia longifolia* hat einen breiten, nur schwach gewölbten Sproßvegetationspunkt. Unter den zwei Tunicalagen liegt das Corpus mit einer apikalen „Initialschicht“. In dieser Initialschicht läßt sich so wenig wie in den Tunicalagen entscheiden, ob eine Scheitelzelle vorliegt oder eine Gruppe von Initialen. *Utricularia vulgaris* hat einen schmalen Vegetationspunkt. Unter den stark gewölbten beiden Tunicalagen liegt apical nur eine einzige, morphologisch eindeutig beschreibbare, Spitzeninitiale (Scheitelzelle). — Ob eine Spitzeninitiale beschreibbar ist oder nicht, steht also in strenger Beziehung zu den Raumverhältnissen, zur äußeren Form (vgl. auch ROTH 1957).

Die Primordien

Alle Primordien, einschließlich des Primordiums des Blütenvegetationspunktes, entstehen zunächst prinzipiell auf dieselbe Weise. In der Weiterentwicklung bestehen dann Unterschiede, die mit der äußeren Form des Primordiums korreliert sind. Solange das Primordium die Form einer breiten Kuppe hat, entwickelt es sich wie der Blütenvegetationspunkt: in der zweiten Zellage ist keine Scheitelzelle unterscheidbar (vgl. z. B. Abb. 11, 25, 33). Wird das Primordium aber früh dorsiventral, dann wird entsprechend der zunehmenden Dorsiventralität auf dem Längsschnitt eine Spitzeninitiale deutlicher (z. B. Abb. 13, 34, 35, 59). Bei der Entwicklung des Karpellringwalls ist diese Dorsiventralität extrem verwirklicht. Bei *Primula japonica* wird schon durch die erste Zellteilung in der zweiten Zellage die Spitzeninitiale angelegt (ROTH 1959 b). Zwischen den Extremen der Entwicklung gibt es Übergänge. Es läßt sich etwa die Reihe aufstellen: junger Blütenvegetationspunkt, junge Zentralplazenta

³⁾ Zunächst handelt es sich nicht darum, ob eine Scheitelzelle vorhanden ist — auf Grund theoretischer Überlegungen wie z. B. bei v. GUTTENBERG (1960), die nicht die einzige Denkmöglichkeit darstellen —, sondern darum, ob eine Scheitelzelle eindeutig erkennbar, d. h. visuell wahrnehmbar ist.

(Abb. 36), Stamen-Petalum-Höcker (Abb. 11), Petalumprimordium z. B. bei *Clavija* aff. *elliptica* (Abb. 13), Kelchblattprimordium (Abb. 32), Karpellring-wall (Abb. 35), Petalumanlage z. B. bei *Ardisiandra wettsteinii* (Abb. 59). Das Mittelstück dieser Reihe läßt sich instruktiv bei der Entstehung des Petalumprimordiums zeigen: Bei *Ardisia malouiana* u. a. dürfte sich gleich zu Beginn im Längsschnitt eine Spitzeninitiale zeigen, bei *Clavija* aff. *elliptica* finden zuerst Periklinalteilungen in der zweiten Zellage statt. Erst danach wird eine mittlere Zelle zur Spitzeninitiale. Wiederholen sich die Periklinalteilungen mehrmals, dann entstehen kurze Zellreihen. Diesen Fall beschrieb ROTH (1959 a) bei *Primula japonica*. Auch hier zeigt sich dann im Längsschnitt bald eine Spitzeninitiale, die, umgeben von der sich antiklinal teilenden 1. Zellage, das stark dorsiventrale Primordium aufbaut. ROTH sieht in diesem Entwicklungsmodus einen grundsätzlichen Unterschied gegenüber der sonstigen Entwicklung von Blattprimordien. Sie vergleicht das Stadium, in dem sich die Zellreihen bilden, mit dem Dorsalmeristem der Stamina und stellt fest, daß es sich in beiden Fällen um ein Reihenmeristem handelt. Nun ist aber bekannt, daß Primordien meist durch Periklinalteilungen in der zweiten Zellage angelegt werden. Diesen Fall vergleicht sie nicht mit einem jungen Reihenmeristem. Würde man das tun, dann ergäbe sich: die allerersten Stadien der Primordienentwicklung gleichen nicht selten einem Reihenmeristem. Daraus ließe sich dann ableiten, daß die Kronblattentwicklung der normalen Primordienbildung homolog ist. Aber zu diesem Ergebnis kommt man auch ohne den Vergleich mit dem Dorsalmeristem, der ja auf sehr dürftigen Homologiekriterien beruht. Man braucht nur die normale Primordienbildung mit der Kronblattentwicklung zu vergleichen (Abb. 18, 19; 32, 34 und 35; 57 u. a.). Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die etwas abweichenden Typen der Primordienbildung lückenlos mit dem Normaltypus verbunden sind. Auch der Aufbau der Primordien in bezug auf die Zellschicht am Apex ist einheitlich. Alle Primordien einschließlich Anlage des Blütenvegetationspunktes und der Zentralplazenta entstehen aus der zweiten Zellage und einem mehr oder weniger großen Anteil des darunterliegenden Corpus. Manchmal werden die Primordien des Blütenvegetationspunktes und der Plazenta hauptsächlich durch die dritte Zellage aufgebaut (siehe oben). Die Tunica erweitert sich in diesen Fällen nur durch Antiklinalteilungen. Wenn bei naheverwandten Arten oder möglicherweise sogar bei derselben Art (vgl. PANKOW 1959 und ROTH 1959 b über die Plazentaentwicklung bei *Primula japonica*) solche Unterschiede auftreten, ist daraus zu schließen, daß zwischen der zweiten und dritten Zellage enge Beziehungen bestehen und daß es nicht viel bedeutet, ob bei der Primordienbildung die dritte Zellage fast ganz unterdrückt ist (z. B. bei Karpellbildung) oder ob sie mehr oder weniger am Aufbau des Primordiums teilnimmt oder ob sie im Extrem das ganze Primordium aufbaut, wobei sich die Tunica nur durch Antiklinalteilungen erweitert. Um den jeweiligen Anteil des Corpus eindeutig feststellen zu können, bräuchte man Cytochimären (vgl. SATINA und BLAKESLEE 1941, BLA-

SER and EINSET 1950 u. a.). Soweit feststellbar verläuft die Frühentwicklung auch hier, wie sie von Blattprimordien aus dem vegetativen und Blütenbereich bei Diktotylen vielfach und übereinstimmend beschrieben worden ist (vgl. z. B. FOSTER 1935, 1936, KAUSMANN 1941, MILLINGTON and GUNKEL 1950, HARA 1958, TEPPER 1960, HAMANN 1961).

Allgemein kann man sagen: In der Anlage besteht kein Unterschied zwischen „Blatt“ und „Achse“. Ob sich ein Primordium zu einem „Blatt“ oder zu einem ganzen „Sproß“ (Blüte) entwickelt, drückt sich anfangs nicht in seiner Morphologie und Anatomie aus⁴⁾. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen also für die frühe Ontogenese ARBERS „partial-shoot-theory of the leaf“. BLASER and EINSET (1948) u. a. kommen auch für die spätere Ontogenese zu ähnlichen Ergebnissen. Sie schreiben über die Blattentwicklung bei Apfel-Varietäten: „Such a pattern is only slightly different from the pattern of a branch-system.“

III. Die Frage der Interpretation

Das Gynoeceum

Man kann wohl sagen: die Ansicht, daß sich die freie Zentralplazenta von der zentralwinkelständigen Plazenta ableitet, hat sich im Laufe der Zeit trotz mannigfacher Rückschläge durchgesetzt (BROWN 1840, VAN TIEGHEM 1869, ČELAKOVSKÝ 1876 und 1899, LISTER 1884, BANCROFT 1935, DOUGLAS 1936, DICKSON 1936, SCHAEPPi und STEINDL 1937, WILSON and JUST 1939, PURI 1951, EAMES 1951, BAUM und LEINFELLNER 1953, HARTL 1956, ECKARDT 1957 u. a.). Eine ganze Reihe von Argumenten für diese Auffassung wurden bei den Primulaceen gewonnen (VAN TIEGHEM 1869, DICKSON 1936, SCHAEPPi 1937 u. a.). Wie bereits erwähnt wurde (vgl. Einleitung) behauptet PANKOW (1959) neuerdings auf Grund histogenetischer Untersuchungen das Gegenteil: die freie Zentralplazenta der Primulaceen sei ein reines Achsengebilde. Er schreibt: „Eine vergleichende Betrachtung der Histogenese der Plazenta der Primulaceen mit der der Achselknospen von *Lysimachia vulgaris* und *Glaux maritima* sowie mit der des Achsenvegetationspunktes am Embryo von *Helianthus annuus* charakterisieren die Plazenta als Achsenorgan. Weiterhin macht die verschiedene Entstehungsweise sowie die räumlich und zeitlich getrennte Anlage eine morphologische Zusammengehörigkeit von Plazenta und Fruchtknotenwandlung unwahrscheinlich.“ Dagegen ist folgendes einzuwenden:

1. Eine „zeitlich getrennte Anlage“ von Karpellringwall und Zentralplazenta besteht wohl bei den Arten, die PANKOW untersucht hat, nicht aber bei *Glaux maritima* und *Coris monspeliensis*. Die Arten, bei denen die freie Zentralplazenta zeitlich nach dem Karpellringwall entsteht, sind mit *Glaux maritima* durch Übergänge verbunden (siehe oben).

⁴⁾ WARDLAW (1957 u. a. O.) konnte experimentell zeigen, daß durch die bloße Anlage eines Seitenorgans noch nicht bestimmt zu sein braucht, ob aus dieser Anlage ein „Blatt“ oder ein „Sproß“ wird.

2. Räumlich betrachtet entstehen Karpellingwall und freie Zentralplazenta immer getrennt (eine Ausnahme liegt nach DOUGLAS (1936) vielleicht bei *Samolus floribundus* vor). Diese Trennung besteht aber auch nicht selten bei zentralwinkelständiger Plazentation; so entwickelt sich z. B. bei *Cuphea* die Plazenta anfangs ganz frei von den Karpellen als direkte Fortsetzung der Achse (KOEHNE 1875). Erst später treten die Scheidewände auf, die Ovarwand und Plazenta verbinden. Zwischen Längsschnitten durch das junge Gynoeceum von *Eryngium planum* (LEINFELLNER 1941) und entsprechenden Längsschnitten bei bestimmten Primulaceen wie z. B. *Samolus valerandi* kann man keinen Unterschied feststellen. Gegen PANKOWS Interpretation ist nun in dieser Hinsicht folgendes zu sagen: Wenn seiner Ansicht nach die räumlich getrennte Entstehung von Karpellingwall und Plazenta darauf deutet, daß „eine morphologische Zusammengehörigkeit von Plazenta und Fruchtknotenwandlung unwahrscheinlich“ (PANKOW) ist, dann muß dasselbe für die oben erwähnten Fälle der zentralwinkelständigen Plazenta gelten. Diese axile Plazenta wäre demnach ein reines Achsengebilde. Tatsächlich sind solche Auffassungen in verschiedener Weise gelegentlich vertreten worden. Neuerdings hat z. B. MOELIÖ (1959) darauf hingewiesen, daß bei *Stellaria graminea* L. die Ovula möglicherweise an der Achse entstehen. Derartige Interpretationen stoßen aber auf größte Schwierigkeiten und sind deshalb nicht annehmbar (vgl. die oben zitierten Autoren). Wenn nun z. B. die Verhältnisse bei *Cuphea* als phyllospor bezeichnet werden, dann heißt das: auch bei Phyllosporie kann die Plazenta räumlich völlig unabhängig von den Karpellanlagen entstehen. Die räumlich unabhängige Entstehung der Primulales-Plazenta widerspricht dann durchaus nicht der üblichen Auffassung, daß das Primulales-Gynoeceum dem Gynoeceum mit zentralwinkelständiger Plazenta homolog ist.

3. PANKOW weist darauf hin, daß sich die Plazenta wie der Achselsproß entwickelt. Dagegen ist zu sagen: Bei den meisten der untersuchten Arten entwickelt sich auch die Stamenanlage bzw. der Stamen-Petalum-Höcker zunächst wie ein Achselsproß bzw. die Plazenta. Da dieser Entwicklungsmodus, wie bereits erwähnt wurde, mindestens zum Teil formkorreliert ist, kann er wohl kaum als Homologiekriterium verwendet werden (siehe oben). Auch besagt es bei den Primulales im Hinblick auf die morphologische Interpretation nichts, ob ein Organ aus der ersten und zweiten Zellage (= Tunica) oder aus den ersten drei Zellagen (Tunica und Corpus) entsteht (siehe oben).

Berücksichtigt man alle bekannten Tatsachen — z. B. auch die Rudimente einer Septierung (DOUGLAS 1936 und SCHAEPPi 1937) und den Leitbündelverlauf (DICKSON 1936 und DOUGLAS 1936), — dann kann man beim Vergleich auf Grund der Homologiekriterien (siehe REMANE 1956) sagen: Die eigenartige freie Zentralplazenta der Primulales entsteht durch Neotenie des oben erwähnten Typs der zentralwinkelständigen Plazenta. Das septenlose Jugendstadium dieser axilen Plazenta wird bei den Primulales zum Adultstadium. Anstatt in der Sprechweise der Entwicklungsgeschichtler kann man

auch wie der vergleichende Morphologe sagen: die freie Zentralplazenta entsteht aus der zentral winkelständigen Plazenta durch Reduktion der Septen.

Der Stamen-Petalum-Komplex

Das Primulales-Gynäzeum ist auf das Gynäzeum mit zentralwinkelständiger Plazentation zurückgeführt worden. Wovon ist nun der Stamen-Petalum-Komplex abzuleiten? Wie sind die Kronblätter zu deuten? PFEFFER (1872) bezeichnete sie als „stipulae adnatae“ der Staubblätter, ebenso MATTFELD (1938). ROTH (1959a) vergleicht die Kronblätter auf Grund ihrer Entstehungsart und ihres Wachstumsmodus mit einer rückenständigen Medianstipel. Dazu ist folgendes zu sagen:

1. Allein auf Grund des Entstehungs- und Wachstumsmodus zu homologisieren ist unmöglich wegen der oben erwähnten Korrelation von äußerer Form und Wachstumsmodus (siehe auch ROTH 1957).

2. Die fundierte Homologisierung der Stamen-Petalum-Entwicklung innerhalb der Primulales führt zu dem Grenzfall bei *Clavija macrophylla*. Von hier aus kann man Staubblatt und Kronblatt als zwei Anlagen deuten, die zusammenrücken, wobei beim Primulaceen-Typ das Kronblatt dann zentrifugal entsteht. TROLL erklärt die Mannigfaltigkeit der drei Grundorgane durch das „Gesetz der variablen Proportionen“. Wendet man dieses Gesetz — ungeachtet des ursprünglichen Geltungsbereiches — auf den gesamten Apex, bzw. den Stamen-Petalum-Komplex an, dann ergibt sich: der relative Zeitpunkt, zu dem die beiden Anlagen entstehen, und die Wachstumsgeschwindigkeit bestimmen die verschiedene Ausprägung der Entwicklungsgeschichte des Komplexes⁵⁾, so z. B. ob Kronblatt und Staubblatt als zwei selbständige Anlagen am Apex entstehen oder ob das Kronblatt als sekundärer dorsaler Auswuchs am Stamen-Petalum-Höcker gebildet wird. In der Sprechweise einer orthodoxen Morphologie würde das heißen: Der relative Zeitpunkt der Anlage entscheidet, ob das Kronblatt lagemäßig wie ein „Blatt“ entsteht oder wie die „Dorsalstipel“ eines Blattes.

Systematischer Teil

Zu prüfen ist:

- a) ob die Primulales einheitlich, d. h. monophyletisch sind,
- b) von welchen Vorfahren sie abstammen.

Zu a): FRIEDRICH (1954) stellte die These auf, die Primulales seien diphyletisch entstanden: die Primulaceae s. str. (= Androsaceae REICHB. und Cyclamineae PAX) hätten sich aus hypothetischen Pro-Silenaceen entwickelt, der Rest der künstlichen Ordnung sei aus dem Formenkreis der Guttiferales

⁵⁾ Physiologisch können diese Erscheinungen durch räumliche und zeitliche Verschiebungen der determinierenden Faktoren erklärt werden (vgl. ZIMMERMANN 1959). So entsteht das Kronblatt bei *Lysimachia barystachys* dadurch, daß der Kronblatt-determinierende Faktor in die Stamenanlage „hineinwandert“ (Heterotropie) und erst zu einem späteren Zeitpunkt wirksam wird (Heterochronie).

entstanden. „Die verhältnismäßig große Einheitlichkeit (der Primulales) ... kann nicht als Ausdruck einer monophyletischen Entstehung angesehen werden, sondern sie kommt durch konvergente Entwicklungstendenzen in zwei vollkommen verschiedenen Entwicklungszweigen zustande“ (FRIEDRICH 1954). Die Unterscheidungsmerkmale, d. h. Konvergenzkriterien, der beiden Gruppen sind nach FRIEDRICH 1. der Sproßbau, 2. der Verwachsungsgrad von Kelch und Krone und 3. das Vorkommen von Sekretbehältern. Diese Kriterien halten aber nicht stand.

1. *Ardisiandra wettsteinii* (Primulaceae s. str. nach FRIEDRICH) zeigt z. B. einen Sproßbau wie die Gattung *Lysimachia*, die nach FRIEDRICH zu den „Myrsinales“ gehört.

2. *Ardisiandra wettsteinii* hat auch noch eine einfache Krone. Die Kronblätter sind kaum zur Hälfte verwachsen. Auf der anderen Seite sind manche Myrsinaceen, z. B. *Conomorpha* MART., stark sympetal. Die verschieden starke Verwachsung der Kronblätter ist also — wie längst bekannt — als Kriterium bei größeren systematischen Einheiten nicht zu gebrauchen.

3. *Androsace lactea* L. hat Sekretbehälter (SOLEREDER 1908). Auf der anderen Seite sollen bei den Theophrastaceen Sekretbehälter ganz fehlen (SOLEREDER 1908). Die Aufspaltung der Ordnung auf Grund der Sekretbehälter ist also auch unmöglich.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen die Einheitlichkeit der Primulales ebenfalls. Infloreszenz, Blütenvegetationspunkt, Primordienbildung und die Entstehung des Gynoeceums sind gleichartig. Die Stamen-Petalum-Entwicklung, die bei den untersuchten Arten weitaus am stärksten variiert, ist bei den angeblich heterogenen Primulaceen sensu lato (*Samolus*, *Lysimachia*, *Ardisiandra*) so einheitlich, daß man von einem Primulaceentyp der Stamen-Petalum-Entwicklung sprechen kann. Es sind also wohl keine wesentlichen Merkmale bekannt, welche die Primulales in zwei Gruppen trennen. *Coris monspeliensis* ist aber sicher auszuklammern. Diese monotypische Gattung hat wahrscheinlich keine phylogenetischen Beziehungen zu den Primulales. Sie weicht von allen anderen untersuchten Arten in folgenden Merkmalen entschieden ab: 1. Tragblätter fehlen, 2. die Blüten sind dorsiventral, 3. ein Außenkelch, der sich wie bei den Lythraceen entwickelt, ist vorhanden, 4. der Blütenvegetationspunkt bleibt bis zur Anlage der Karpelle gewölbt. — Durch diese abweichenden Merkmale und das stark positiv allometrische Kelchwachstum ergibt sich ein ganz anderes Bild der Blütenentwicklung. Der Vorschlag von H. K. AIRY SHAW (1951), die Gattung *Coris* L. als eigene Familie Coridaceae in die Nähe der Lythraceen zu stellen, erscheint annehmbar. Denn bei den Lythraceen finden sich folgende *Coris*-Merkmale:

1. Bei *Cuphea* ADANS. die absteigende Entstehung der Kelchprimordien (KOEHNE 1873).
2. Die eigenartige Außenkelchbildung (PAYER 1857, KOEHNE 1884).
3. Die klappige Knospenlage der Kelchblätter (KOEHNE 1903).

4. Der stark konvexe Blütenvegetationspunkt bei *Cuphea* (KOEHNE 1873).
5. Die zentrifugale Kronblattentwicklung, z. B. bei *Cuphea* ADANS., *Lythrum* L. und *Ammania* L. (KOEHNE 1873).
6. Nur ein epipetaler Staubblattkreis, z. B. bei *Diplusodon hexander* DC. (Entstehen in diesem Fall die Staub- und Kronblätter aus einer Anlage wie bei *Coris*?).
7. Die ringwallförmige Karpellbildung, z. B. bei *Cuphea*. Die Septen können bei manchen Lythraceen stark reduziert sein, so daß sich die Plazenta der freien Zentralplazenta nähert, z. B. bei *Pemphis* FORST.
8. Die Zygomorphie.
9. Die rot-violette Färbung der Kronblätter.
10. Die Sekretbehälter z. B. bei *Cuphea anagalloidea* ST. HIL. (SOLEREDER 1908).

Zu b): Eine Aussage über die mögliche Herkunft der Primulales ist weitgehend Spekulation. Allgemeinen Prinzipien der Phylogenetik zufolge (vgl. ENGLER 1926, SUESSENGUTH 1938, u. a.) müssen die Theophrastaceen und Myrsinaceen als primitiv angesehen werden, hinsichtlich der Stamen-Petalum-Entwicklung besonders *Clavijsa macrophylla*. Abgeleitet wären dann die Primulaceen, insbesondere die Primulaceen s. str. Unter dieser Voraussetzung dürfte die Herleitung der Primulales aus dem Formenkreis der Guttiferales am wahrscheinlichsten sein (vgl. HALLIER 1912, GOBI 1916, FRIEDRICH 1954, TAKHTAJAN 1959 u. a.).

Zusammenfassung

1. Untersucht wurde die frühe Infloreszenz- und Blütenentwicklung von 12 Arten der Primulales s. lat. (siehe Inhaltsverzeichnis).
2. Alle Infloreszenzen der Primulales sind razemös. Die Mannigfaltigkeit entsteht durch Variation in 11 Merkmalskategorien.
3. a) Der Kelcheinsatz, die Stellung und Deckung der Kelch- und Kronblätter war bei einigen Arten konstant, bei anderen variabel. *Lysimachia punctata* z. B. zeigte bei 18 Blütenknospen im Kelchkreis 14mal kontorte, 3mal cochleare und 1mal imbricate Ästivation.
b) Bei cochlearer Ästivation und entsprechender Entstehung der Kelchblattprimordien sind die Jugendstadien mehr oder weniger asymmetrisch. Bis zur Entfaltung der Blütenknospen werden sie radiär-symmetrisch.
4. Mit Ausnahme von *Clavijsa macrophylla* (und vielleicht *Deherainia smaragdina* und *Aegiceras corniculatum*) bilden sich Stamina und Petala aus einem gemeinsamen Primordium. Am Stamen-Petalum-Höcker entsteht außen ein neues Primordium (z. B. bei den Primulaceen) oder innen (bei *Myrsine africana* und *Aegiceras corniculatum*) oder der Höcker teilt sich an der Spitze in die Stamen- und Petalumanlage (bei *Ardisia malouiana*). Das äußere Primordium wird immer zum Kronblatt, das innere

- zum Staubblatt. Die 3 Entstehungsmodi sind durch eine morphologische Reihe miteinander verbunden (Schema 1).
5. Bei *Clavija macrophylla* entstehen die Petalum- und Stamenanlage etwa gleichzeitig. Anfangs wächst die Region zwischen den Primordien mit.
 6. Bei *Glaux maritima* konnte nicht das geringste Anzeichen einer Kronblattanlage festgestellt werden.
 7. Die Mannigfaltigkeit der Stamen-Petalum-Entwicklung ergibt sich durch Variation des Wachstumsgradienten auf einer Zeit-Koordinate. Der relative Zeitpunkt, zu dem z. B. das Petalumprimordium angelegt wird, entscheidet, ob das Petalum wie ein „Blatt“ oder wie die „Dorsalstipel eines Blattes“ entsteht.
 8. Die Staminodien bilden sich — wenn vorhanden — nachträglich auf dem mehr oder weniger stark entwickelten Ringwall zwischen den ehemaligen Stamen-Petalum-Höckern.
 9. Die Karpelle entstehen als Ringwall, der meistens keine Höcker mehr erkennen läßt; die freie Zentralplazenta entsteht räumlich getrennt als direkte Verlängerung der Achse gleichzeitig mit dem Ringwall (bei *Glaux maritima* und *Coris monspeliensis*) oder — wie in den meisten Fällen — danach.
 10. Die freie Zentralplazenta ist zu interpretieren als Neotenie der zentralwinkelständigen Plazenta, bei der die Septen zeitlich erst nach der Zentralplazenta auftreten (z. B. wie bei *Cuphea*).
 11. Die untersuchten Arten zeigen folgenden Typus der Blütenentwicklung (Schema 2): 3 alternierende Kreise von Primordien, die bei der Anlage von außen nach innen die Tendenz zur Ringwallbildung zeigen. Der 2. Kreis bildet Stamina, Petala und — wenn vorhanden — Staminodien. *Clavija macrophylla* kann man als Übergang zu einem Entwicklungstyp mit 5 Kreisen auffassen.
 12. Für die Systematik bzw. Phylogenetik ergibt sich folgendes:
 - a) Die Primulales können auf Grund ihrer frühen Infloreszenz- und Blütenentwicklung als monophyletisch betrachtet werden. *Coris monspeliensis* ist wohl in die Nähe der Lythraceen zu stellen.
 - b) Die Ahnen der Primulales dürften im Verwandtschaftskreis der Guttiferales zu suchen sein.
 - c) Die morphologisch trizyklisch erscheinende Primulales-Blüte kann durch Übergänge (vgl. *Clavija macrophylla* und *Deherainia smaragdina*) von einer pentazyklischen Blüte abgeleitet werden.

Literaturverzeichnis

- AIRY SHAW, H. K.: *Coris* (Primulaceae?) in Somaliland. — Kew Bull. 29—31, 1951.
- ARBUR, A.: The interpretation of the flower: A study of some aspects of morphological thought. — Biol. Rev. 12, 157—184, 1937.
- The natural philosophy of plant form. Cambridge 1950.

- BANCROFT, H.: A review of researches concerning floral morphology. — Bot. Rev. **1**, 77—99, 1935.
- BAUM, H., u. LEINFELLNER, W.: Bemerkungen zur Morphologie des Gynözeums der Amentiferen im Hinblick auf Phyllo- u. Stachyosporie. — Österr. Bot. Z. **100**, 276—291, 1953.
- BENNEK, CH.: Die morphologische Beurteilung der Staub- und Blumenblätter der Rhamnaceen. — Bot. Jb. **77**, 423—457, 1958.
- BISCHOFF, G. W.: Lehrbuch der Botanik I. Stuttgart 1834.
- BLASER, H. W., and EINSET, J.: Leaf development in six periclinal chromosomal chimeras of apple varieties. — Amer. J. Bot. **35**, 473—482, 1948.
- Flower structure in periclinal chimeras of apple. — Amer. J. Bot. **37**, 297—304, 1950.
- BOKE, N. H.: Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea*. — Amer. J. Bot. **34**, 433—439, 1947.
- BRAUN, A.: Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. Breisgau 1849/50.
- BROWN, R.: On the relative position of the division of stigma and parietal placentae in the compound ovary of plants. — Misc. Bot. Works of R. BROWN **1**, 555—563, 1866.
- BÜNNING, E.: Theoretische Grundfragen der Physiologie. Stuttgart 1949.
- CANDOLLE, M. A. DE: Revue de la famille des Myrsinées. — Ann. Sci. Nat. 2. sér. **2**, 285—301, 1834.
- Séconde mémoire sur la famille des Myrsinées. — Ann. Sci. Nat. 2. sér. **16**, 65—97, 1841.
- Troisième mémoire sur la famille des Myrsinées. — Ann. Sci. Nat. 2. sér. **16**, 129—176, 1841.
- ČELAKOVSKÝ, L.: Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. — Abh. kgl. böhm. Ges. Wiss. Prag, 6. Folge, **8**, 1—74, 1876.
- Epilog zu meiner Schrift über die Placenten der Angiospermen. Nebst einer Theorie des anthithetischen Generationswechsels der Pflanzen. — Sitzber. kgl. böhm. Ges. Wiss., Math.-Nat. Cl. Prag, 1—35, 1899.
- DICKSON, J.: Studies in floral anatomy. III. An interpretation of the gynaecium in the Primulaceae. — Amer. J. Bot. **23**, 385—393, 1936.
- DOUGLAS, G.: Studies in the vascular anatomy of the Primulaceae. — Amer. J. Bot. **23**, 199—212, 1936.
- DUCHARTRE, M. P.: Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. — Ann. Sci. Nat., 3. sér., **2**, 279—297, 1844.
- EAMES, A. J.: Again: "The New Morphology". — New Phyt. **50**, 17—35, 1951.
- ECKARDT, TH.: Vergleichende Studie über die morphologischen Beziehungen zwischen Fruchtblatt, Samenanlage und Blütenachse bei einigen Angiospermen. Zugleich als kritische Beleuchtung der "New Morphology". — Neue Hefte zur Morphologie, H. 3, Weimar 1957.
- EICHLER, A. W.: Blütendiagramme I, Leipzig 1875.
- ENGLER, A.: Prinzipien der systematischen Anordnung der Angiospermen. — In: Natürl. Pfl.fam., 2. Aufl. Bd. 14 a, Leipzig 1926.
- FOSTER, A. S.: Leaf differentiation in angiosperms. — Bot. Rev. **2**, 349—372, 1936.
- A histogenetic study of foliar determination in *Carya Buckleyi* var. *arkansana*. — Amer. J. Bot. **22**, 88—147, 1935.
- Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. — Bull. Torey Bot. Cl. **65**, 531—556, 1938.
- Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. — Bot. Rev. **5**, 454—471, 1939.

- FRANK, A. D.: Über die Entwicklung einiger Blüten, mit besonderer Berücksichtigung der Theorie der Interponierung. — Jb. wiss. Bot. **10**, 204—243, 1876.
- FRIEDRICH, H. CH.: Studien über die natürliche Verwandtschaft der Plumbaginales, Primulales und Centrospermae. Nat. Diss. München 1954.
- GIFFORD, E. M. JR.: The shoot apex in Angiosperms. — Bot. Rev. **20**, 477—531, 1954.
- GOBL, CH.: Übersicht über das System der Pflanzen. Petrograd 1916.
- GRÉGOIRE, V.: La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. — La Cellule **47**, 287—452, 1938.
- GUTTENBERG, H. VON: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen I. Die Angiospermen, Berlin-Nikolassee 1960.
- HAGEMANN, W.: Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Cyclamen persicum* sowie einigen anderen *Cyclamen*-Arten. — Bot. Studien, H. 9, Jena 1959.
- Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sproßscheitels dikotyler Pflanzen. — Österr. Bot. Z. **107**, 366—402, 1960.
- HALLIER, H.: L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. — Arch. Néerl. sér. 2, **1**, 146—234, 1912.
- HAMANN, U.: Morphologische und histogenetische Studien an *Veronica*-Arten. II. Über den Bau des Sproßscheitels und die Anlage der Achselknospen im vegetativen Bereich. — Ber. dt. bot. Ges. **73** (9), 395—409, 1961.
- HARA, N.: Structure of the vegetative shoot apex and development of the leaf in the Ericaceae and their allies. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sect. 3, **7**, 367—450, 1958.
- HARTL, D.: Die Beziehungen zwischen den Plazenten der Lentibulariaceen und Scrophulariaceen nebst einem Exkurs über die Spezialisierungseinrichtungen der Plazentation. — Beitr. Biol. Pfl. **32**, 471—490, 1956.
- KAUSSMANN, B.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattnatur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter. — Bot. Arch. **42**, 503—572, 1941.
- KÖHNE, E.: Bemerkungen über die Gattung *Cuphea*. — Bot. Ztg. **31**, 119—127 und 134—139, 1873.
- Berichtigung der von D. P. BARCIANU gemachten Angaben über Blütenentwicklung bei den Cupheeen. — Bot. Ztg. **33**, 291—296 und 302—307, 1875.
- Lythraceae monographice describuntur. — Bot. Jb. **6**, 1—48, 1885.
- Lythraceae. In: ENGLER, A.: Das Pflanzenreich IV, 216, 1903.
- LANCE, A., et RONDET, P.: Ontogénie du méristème apical de *Primula malacoides* FRANCH. depuis la germination jusqu'à l'édification de l'inflorescence. — C. R. Acad. Sci. (Paris) **249** (1), 745—747, 1959.
- LEINFELLNER, W.: Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoezeums an sich. — Bot. Arch. **42**, 1—43, 1941.
- LISTER, G.: On the origin of placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophyllae. — J. Linn. Soc., Bot. **20**, 423—429, 1883.
- MARKGRAF, F.: Eine buntblättrige Myrsinacee der botanischen Gärten. — D. Gartenbauwiss. **2**. (20.) Bd., H. 2, 192—194, 1955.
- MATTFELD, J.: Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter. — Ber. dt. bot. Ges. **56**, 86—116, 1938.
- a) Den Rücken des Blattstieles umgreifende und abaxial verwachsene Nebenblätter. — Not.-Bl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem Nr. 14, 452—469, 1939.
- b) Biologische und morphologische Blütenformen bei den Caryophyllaceen. — Not.-Bl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem Nr. 14, 470—482, 1939.
- MEZ, C.: Theophrastaceae. In: ENGLER, A.: Das Pflanzenreich IV, 236 a, Leipzig 1902.
- Myrsinaceae. In: ENGLER, A.: Das Pflanzenreich IV, 236, Leipzig 1902.

- MILLINGTON, W. F., and GUNCKEL, J. E.: Structure and development of the vegetative shoot tip of *Liriodendron tulipifera* L. — Amer. J. Bot. **37**, 326—335, 1950.
- MOELIONO, B. M.: A preliminary note on the placenta of *Stellaria media* (L.) VILL. and *Stellaria* L. A possible axial origin of ovula? — Acta bot. neerl. **8**, 292—303, 1959.
- PANKOW, H.: Histogenetische Untersuchungen an der Plazenta der Primulaceen. — Ber. dt. bot. Ges. **72**, 111—122, 1959.
- PAX, F.: Myrsinaceae und Primulaceae in ENGLER, A.: Die Natürlichen Pflanzenfamilien IV, 1, Leipzig 1897.
- Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. — Bot. Jb. **10**, 75—241, 1888.
- PAX, F., und KNUTH, R.: Primulaceae. In ENGLER, A.: Das Pflanzenreich IV, 237, Leipzig 1905.
- PAYER, I.-B.: Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
- PFEFFER, W.: Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. — Pringsh. Jb. **8**, 194—215, 1872.
- PHILIPSON, W. R.: Studies in the development of the inflorescence. I. The capitulum of *Bellis perennis* L. — Ann. Bot. N. S. **10**, 257—270, 1946.
- II. The capitula of *Succisa pratensis* MOENCH and *Dipsacus fullonum* L. — Ann. Bot. N. S. **11**, 285—298, 1947.
- Some observations on the apical meristem of leafy and flowering shoots. — J. Linn. Soc. London, Bot. **53**, 187—193, 1946/47.
- The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. — Biol. Rev. **24**, 21—50, 1949.
- POPHAM, R. A., and CHAN, A. P.: Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* BAILEY. — Amer. J. Bot. **37**, 476—484, 1950.
- PURI, V.: Placentation in Angiosperms. — Bot. Rev. **18**, 603—651, 1952.
- RAUH, W., u. REZNIK, H.: Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. I. Teil. Die Histogenese becherförmiger Blüten- und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. — Sitzber. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl. Abh. **3**, 1—71, 1951.
- REEVE, R. N.: Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. — Amer. J. Bot. **30**, 608—619, 1943.
- REMANE, A.: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig 1956.
- ROTH, I.: Relations between the histogenesis of the leaf and its external shape. — Bot. Gaz. **118**, 237—245, 1957.
- a) Histogenese und morphologische Deutung der Kronblätter von *Primula*. — Bot. Jb. **79**, 1—16, 1959.
- b) Histogenese und morphologische Deutung der Plazenta von *Primula*. Flora **148**, 129—152, 1959.
- SAINT HILAIRE, A., DE: Mémoire sur les plantes auxquelles on attribue un placenta central libre. Paris 1816.
- SATINA, S., and BLAKESLEE, A. F.: Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to the development of leaf and flower. — Amer. J. Bot. **28**, 862—871, 1941.
- SCHAEPP, H.: Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynaezeum der Primulaceen. — Z. ges. Naturwiss. **3**, 239—250, 1938.
- SCHAEPP, H., u. STEINDL, F.: Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **47**, 369—392, 1937.
- SCHMIDT, A.: Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. — Bot. Arch. **8**, 345—404, 1924.
- SCHÜEPP, O.: Beschreibung von Blütenständen auf Grund des zeitlichen Verlaufs der Anlage, des Wachstums und des Aufblühens. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. **52**, 273—316, 1942.

- Meristeme. In: Linsb. Handb. d. Pfl.anatomie 1. Abt., 2. Teil, Bd. IV, 1926.
- SCHUMANN, K.: Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß, Leipzig 1890.
- SOLEREDER, H.: Systematic anatomy of the Dicotyledons. Oxford 1908.
- SUESSENGUTH, K.: Neue Ziele der Botanik. München/Berlin 1938.
- TAKHTAJAN, A.: Die Evolution der Angiospermen. Jena 1959.
- TEFFER, S. S.: The shoot apex and early leaf development in *Clematis*. — Amer. J. Bot. 47, 655—664, 1960.
- THENEN, S.: Zur Phylogenie der Primulaceenblüte. Jena 1911.
- THOMAS, H. H.: The old morphology and the new. — Proc. Linn. Soc. London 145, 17—46, 1932.
- TIEGHEM, M. PH. VAN: Structure du pistil des Primulacées et des Théophrastacées. — Ann. Sci. Nat. 5. sér., 12, 329—339, 1869.
- TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin 1928.
- Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Bd., 1. Teil. Berlin 1937.
- Urbild und Ursache in der Biologie. — Bot. Arch. 45, 396—416, 1944.
- Allgemeine Botanik. Stuttgart 1948.
- Die Urbildlichkeit der organischen Gestaltung und Goethes Prinzip der „Variablen Proportionen.“ — Experientia (Basel) V/12, 491, 1949.
- Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften. — Studium Generale 4, 376—389, 1951.
- TROLL, W., u. DIETZ, H.: Morphologische und histogenetische Untersuchungen an *Utricularia*-Arten. — Österr. bot. Z. 101, 165—207, 1954.
- VAUGHAN, J. G.: The morphology and growth of the vegetative and reproductive apices of *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH., *Capsella bursa-pastoris* (L.) MEDIC. and *Anagallis arvensis* L. — J. Linn. Soc. London, Bot. 55, 279—301, 1955.
- WAGNER, J.: *Ardisiandra wettsteinii* n. sp. — Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. 69, 185, 1932.
- WARDLAW, C. W.: On the organisation of the shoot apex in vascular plants. — Amer. J. Bot. 44, 176—185, 1957.
- WEBER, H.: Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. — Zool. Anz., Suppl. 18, 137—159, 1955.
- WILSON, C., and JUST, TH.: The morphology of the flower. — Bot. Rev. 5, 97—132, 1939.
- WIGAND, A.: Grundlegung der Pflanzenteratologie. Marburg 1850.
- ZIMMERMANN, W.: Die Phylogenie der Pflanzen. 1. Aufl. Jena 1930 und 2. Aufl. Stuttgart 1959.
- Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. — In: Hdb. biol. Arbeitsmeth. Abt. IX, Teil 3, 941—1053, 1931.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 27. 4. 1961.

Anschrift des Verfassers:

ROLF SATTLER, Heiningen, Kr. Göppingen, Mühlstraße 10.

Lebenslauf

Am 8. 3. 1936 wurde ich, ROLF SATTLER, als Sohn des Müllermeisters OTTO SATTLER und seiner Frau EMMA, geb. MAYER, in Göppingen geboren. Von 1942 bis 1946 besuchte ich die Volksschule in Heiningen, von 1946 bis 1955 die Hohenstaufen-Oberschule in Göppingen. An der Hohenstaufen-Oberschule legte ich im März 1955 die Reifeprüfung ab. Im Mai 1955 wurde ich an der Universität in Tübingen immatrikuliert. Dort studierte ich zwei Semester, danach je zwei Semester an den Universitäten Innsbruck, Kiel und Basel. Im Sommersemester 1959 begann ich an der Universität München unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. HERMANN MERXMÜLLER mit meiner Inaugural-Dissertation, die ich im Frühjahr 1961 abschließen konnte.

